



IMPERIAL AGRICULTURAL
RESEARCH INSTITUTE, NEW DELHI.

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

FORTGEFÜHRT VON ERNST EHLERS †

HERAUSGEGEBEN VON

W. SCHLEIP **UND** **J. W. HARMS**
O. PROF. D. UNIV. WÜRZBURG **O. PROF. D. UNIV. TÜBINGEN**

138. BAND

MIT 315 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN



LEIPZIG
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
1931

Inhalt des hundertachtunddreißigsten Bandes.

Erstes Heft

Ausgegeben Januar 1931

Seite

- M. Nowikoff, Untersuchungen über die Komplexaugen von Lepidopteren
nebst einigen Bemerkungen über die Rhabdome der Arthropoden im
allgemeinen. Mit 15 Abbildungen im Text und Tafel 1—4 1
- Bruno Eggert, Der Bau des Auges und der Hautsinnesorgane bei den
Gobiiformes *Amblyopus brachygaster* Gthr. und *Trypauchen vagina*
Bl. Schn. Mit 8 Abbildungen im Text 68
- A. Meyer, Das urogenitale Organ von *Oligacanthorhynchus taenioides*
(Dies.), ein neuer Nephridialtypus bei den *Acanthocephalen*. Mit
6 Abbildungen im Text 88
- Hans Hoffmann, Über zwei*Halbnacktschnecken von den Salomon-
inseln. Mit 30 Abbildungen im Text 99
- C. Fr. Roewer, Über *Triaienonychiden*. (VI. Ergänzung der »Weberknechte
der Erde«, 1923.) Mit 31 Abbildungen im Text 137

Zweites Heft

Ausgegeben Februar 1931

- Werner Dietrich, Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf
Licht und Dunkelheit. Mit 26 Abbildungen im Text 187
- Annemarie Colley, Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus*
Müll. Mit 39 Abbildungen im Text 233
- W. Ripper, Versuch einer Kritik der Homologiefrage der Arthropoden-
tracheen. Mit 18 Abbildungen im Text 303

Drittes Heft

Ausgegeben Mai 1931

- S. Mahdihassan, The males of lac and pseudo-lac insects. With 18 Figures
in the text 371
- Franz Schrader, The chromosome cycle of *Protortonia primitiva* (Coccidae)
and a consideration of the meiotic division apparatus in the male.
With 4 Figures in the text and Plates 5 and 6 386
- D. Sinitsin, Studien über die Phylogenie der Trematoden. IV. The life
histories of *Plagioporus siliculus* and *Plagioporus virens*, with special
reference to the origin of *Digenea*. With 15 Figures in the text . 409

Hermann Weber, Die Lebensgeschichte von <i>Ectopsocus parvulus</i> (Kolbe 1882). Ein Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Copeogna- then. Mit 18 Abbildungen im Text	Seite 457
Friedrich Kiefer, Die Untergattung <i>Tropocyclops</i> der Gattung <i>Eucyclops</i> (Copepoda Cyclopoida). Mit 8 Abbildungen im Text	487
Antonie Heumann, Vergleichend-histologische Untersuchungen über Ge- schlechtsorgane und Clitellum der Regenwürmer. Mit 29 Abbildungen im Text	515

Viertes Heft

Ausgegeben Juni 1931

Karel Rašín, Beitrag zur postembryonalen Entwicklung der <i>Amphilina foliacea</i> (Rud.), nebst einer Bemerkung über die Laboratoriumskultur von <i>Gammarus pulex</i> (L.). Mit 11 Abbildungen im Text	555
Alice Lieber, Zur Oogenese einiger <i>Diopatra</i>arten. Mit 39 Abbildungen im Text	580

Untersuchungen über die Komplexaugen von Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über die Rhabdome der Arthropoden im allgemeinen.

Von
Dr. M. Nowikoff.

Mit 15 Abbildungen im Text und Tafel 1—4.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	2
II. Literaturübersicht	3
III. Die Appositionsaugen	7
1. Die Cornea	8
2. Die Kristallkegel	11
3. Die Retinulae	14
a) Die Sehzellen	14
b) Das Rhabdom	19
4. Die Pigmentzellen	24
5. Die Tracheen	28
IV. Die Superpositionsaugen	32
1. Die Cornea	33
2. Die Kristallkegel	34
3. Die Retinulae	37
a) Die fadenartigen Retinulateile	38
b) Die rhabdomtragenden Retinulateile	39
4. Die Pigmentzellen	43
5. Die Basal- und Schaltmembran	45
6. Die Tracheen	47
V. Die Merkmale des Superpositionsauges im Appositionsauge von <i>Zygaena</i>	48
VI. Zur Frage über die Bedeutung des Rhabdoms	49
1. Die dioptrisch-katoptrische Funktion	51
2. Die perzipierende Funktion	54
Verzeichnis der zitierten Literatur	62
Erklärung der Abbildungen	65

I. Einleitung.

Fast jede Publikation in der letzten Zeit über die Komplexaugen von Arthropoden enthält eine Bemerkung über die riesige, diesem Gegenstande gewidmete Literatur. Dessen ungeachtet aber sind bis jetzt manche Einzelheiten im Bau der Komplexaugen noch unaufgeklärt, ja einige anatomische und physiologische Grundprobleme verlangen sogar eine weitere Diskussion. Mit vollem Recht behauptet v. HESS (1919), daß eine systematische anatomisch-physiologische Untersuchung von Arthropodenaugen auch jetzt interessant und aussichtsreich werden kann.

Was speziell die Schmetterlingsaugen betrifft, so muß man gestehen, daß auch die jüngsten, mit modernen technischen Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen darüber rein organographisch erscheinen und die cytologischen Strukturen so gut wie gar nicht berücksichtigen. Daher sind die diesen Arbeiten beigegebenen Abbildungen recht schematisch und erlauben kaum, eine richtige Vorstellung von den entsprechenden mikroskopischen Präparaten zu gewinnen.

Das alles hat mich veranlaßt, ein nochmaliges Studium der Facettenaugen zu unternehmen, um so mehr, als ich schon lange über die Richtigkeit der herrschenden Auffassung von der Rolle des Rhabdoms Zweifel hegte.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir folgende Lepidopteren:

Tagfalter:

Epinephele jurtina L.,

Pieris napi L.;

Nachtfalter, der aber bei Tage fliegt und sich in lichten Wäldungen, auf Wiesen, an Kalkbergen hält (HOFMANN 1887, S. 32):

Zygaena filipendulae L.;

Nachtfalter:

Agrotis sp.?

Hadena sp.?

Timandra amataria L.

Das Auge des Nachtfalters *Zygaena* ist so vollkommen an das Tagelaben angepaßt, daß es im Zusammenhang mit den Augen von Tag-schmetterlingen betrachtet werden muß.

Das Material stammt aus der Umgebung von Brünn und wurde beim hellen Sonnenschein gesammelt und sofort konserviert, so daß das Augenpigment sich überall in der Lichtstellung befindet. Doch ist dies für die Appositionsaugen von

einer geringen Bedeutung, da diese Augen bei den von mir untersuchten Arten äußerst pigmentarm sind. Als Konservierungsmittel wurden gebraucht: konzentrierte wässrige Sublimatlösung, GILSONSCHE Flüssigkeit und starker Alkohol. Zum Entpigmentieren diente Diaphanol, welches gleichzeitig auch das Chitin erweichte. Von manchen erprobten Färbungsmethoden haben folgende die besten Dienste geleistet: die Methode MALLORYS, selbständig oder in Kombination mit vorheriger Boraxcarminfärbung, Hämalan-Eosin und Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, zuweilen mit Eosinnachfärbung. Das Sammeln des Materials und die Anfertigung von Präparaten verdanke ich meiner Tochter T. NOWIKOFF-ARABADSCHIEFF. Besondere Sorgfalt habe ich meinen Zeichnungen gewidmet, indem ich sie den Präparaten möglichst getreu zu halten und sämtliche cytologischen Einzelheiten in ihnen wiederzugeben suchte.

II. Literaturübersicht.

Ich brauche hier nicht die Geschichte unserer Kenntnisse auf dem uns interessierenden Gebiete ausführlich zu schildern. Diese Arbeit wurde schon von manchen früheren Autoren ausgeführt. Meine Aufgabe besteht nur darin, die Hauptetappen der Forschung zu notieren und etwas näher auf die Untersuchungen der letzten Zeit einzugehen.

Die erste Grundlage unserer heutigen Auffassung der Komplexaugen stammt von J. MÜLLER (1826—1829), der als erster die Theorie des musivischen Sehens formuliert hat. Nach dieser Theorie stellt das Auge ein organisches Ganzes dar, so daß in ihm ein aufrechtes Bild der äußeren Gegenstände entworfen wird, von welchem auf ein Omma nur ein entsprechender Teil fällt. Nachher folgten die Zusammenstellungen von F. LEYDIG (1864) und M. SCHULTZE (1868), welche eine ganze Reihe von wichtigen Entdeckungen auf dem Gebiete der Histologie von zusammengesetzten Augen enthielten. Ein klassisches Werk hat weiter H. GRENACHER (1879) geliefert, der die Komplexaugen in eucone, acone und pseudocone eingeteilt und fast sämtliche uns jetzt bekannte Grundzüge des Baues dieser Organe beschrieben hat. Diesem Werke ist bald ein anderes, ihm gleichwertiges gefolgt, nämlich das Werk S. EXNERS über die Physiologie von facettierten Augen (1891). Diesem Autor ist es gelungen, die Mosaiktheorie J. MÜLLERS endgültig zu beweisen und eine glänzende Analyse der dioptrischen Einrichtungen von Komplexaugen zu geben. Die darauf folgenden Publikationen R. HESSES (1901, 1902) haben eine Anzahl von wichtigen histologischen Einzelheiten klargestellt und unter anderem bewiesen, daß einige Rhabdoma eine stiftchensaumartige Struktur besitzen. Als Fortsetzer der physiologischen Untersuchungen EXNERS kann R. DEMOLL (1917) genannt werden, der viel dazu beigetragen hat, die komplizierten Auseinandersetzungen EXNERS zu bestätigen, zu ergänzen und zu popularisieren.

Durch diese erfolgreichen Untersuchungen angeregt, haben manche Autoren angefangen, die Augen der einzelnen Insektengruppen ausführlich zu bearbeiten. So entstanden die Publikationen von: C. ZIMMER über die Ephemeriden (1898), O. KIRCHHOFFER über die pentameren Krebse (1908), W. DIETRICH (1909) und J. HAHN (1924) über die Dipteren, W. JOHNS über die Lepidopteren (1911), K. BEDAU über die Wasservanzen (1912), K. GEYER über die Hymenopteren (1912), K. ZIMMERMANN über die Libelluliden, Phasmiden, Mantiden (1914), H. JÖRSCHKE über die Orthopteren und Termiten (1914), E. BUGNION und

N. POPOFF über die Nachtinsekten (1914), F. AST über die Neuropteren (1920), O. KUHN über die Landwanzen und Zikaden (1926) und M. I. CONSTANTINEANU (1930) über die Dipterenlarven.

Manche der genannten Arbeiten beschäftigen sich mit dem Problem der Doppelaugen, die eine ausgezeichnete Anpassung an die Lebensweise der Tiere darstellen, indem ein Teil eines solchen Auges zum Dunkel-, ein anderer zum Hellssehen, oder nach Art der Accommodationseinrichtungen ein Teil zum Nah-, der andere zum Fernsehen dient. Eben diese Organe haben C. CHUN (1893) zur Behauptung veranlaßt, daß »in dem feineren Bau des Auges sich getreu die biologische Eigenart des Tieres widerspiegelt«.

Außerdem findet man in den oben angeführten Arbeiten wesentliche Angaben über die Mannigfaltigkeit der Rhabdomgestalten bei verschiedenen Insekten, über die Zahl der Seh- und Pigmentzellen, über die Auswüchse der Cornea, die sich bei einigen Formen proximalwärts zu Kristallkegeln erstrecken, über den Charakter der Basal- und der Schaltmembran, über die in das Auge eindringenden Tracheen usw.

Im Laufe dieser großen kollektiven Forschungsarbeit wurden manche Irrtümer beseitigt, die von einzelnen Forschern oft jahrelang hartnäckig verteidigt worden waren. Von solchen Irrtümern möchte ich hier zwei anführen.

Der Theorie des musivischen Sehens haben einige Autoren (C. M. GOTTSCHÉ 1852 u. a.) die Theorie der Einzelaugen gegenübergestellt, nach welcher jedes Omma ein selbständiges Auge darstellt, in welchem ein umgekehrtes Bild entworfen wird. Doch haben die späteren Untersuchungen GRENACHERS und EXNERS der Theorie MÜLLERS vollen Sieg bereitet.

Der zweite große Irrtum stammte von W. PATTEN (1886—1887), der zu beweisen suchte, daß der Kristallkegel sich mit dem Rhabdom in einem organischen Zusammenhange befindet und daß er als Lichtreceptor mit Hilfe der in ihm verlaufenden Neurofibrillen funktioniert. Diese Ansichten sind aber von Nachfolgern PATTENS als grundlos nachgewiesen worden und nach dem treffenden Ausdrucke CHUNS (1893) »wie ein Blendfeuerwerk versprüht«.

Vor kurzem ist noch eine befremdende Theorie angekündigt worden, zu welcher, soviel ich weiß, bis jetzt noch niemand Stellung genommen hat. N. A. BARBIERI (1929) hat nämlich die Meinung ausgesprochen, daß es überhaupt keine Komplexaugen gibt. Bei den höheren Crustaceen beschreibt dieser Autor unter der Cornea zwei Hauptlagen: »lentille choroidale« und »matière choroidale«. Obgleich die Darstellungsweise des Verfassers recht eigenartig ist, kann man doch bis zu einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit voraussetzen, daß seine erste Lage der Kristallkegellage und die zweite der Retinulalage entspricht. Jede Lage betrachtet er nicht als aus einzelnen Sehelementen bestehend, sondern als eine zusammenhängende Hülle. Von diesen beiden Lagen umhüllt, liegt der optische Nerv, dessen Beschreibung am merkwürdigsten ist: »Le nerf optique avec une extrémité punctiforme recouverte de pie-mère. La terminaison arrondie du nerf optique est dépourvue de tout prolongement.« Ein ähnlicher Bau wird auch in den Facettenaugen von Insekten beschrieben. Ich erwähne diese Publikation als die eines Mißverständnisses. Indem der Autor die kolossale vorherige Arbeit von namhaften Gelehrten ignoriert, will er durch ein paar schematische Abbildungen beweisen, daß die Seitenaugen von Arthropoden nicht aus Ommen bestehen, sondern nach Art der Blasenaugen funktionieren.

Wenn wir jetzt von diesen Abhandlungen, welche die Augen sämtlicher Gliedertiere charakterisieren, zu denjenigen übergehen, die sich speziell mit dem Bau von Lepidopterenaugen beschäftigen, so können wir uns auf die Besprechung von nur zwei Arbeiten beschränken.

W. JOHNS (1911) bezeichnet als positive Resultate seiner Untersuchung folgendes: Die Feststellung einer Fortsetzung des Rhabdoms in die Kristallkegelhülle, was von früheren Autoren auch bei einigen anderen Insekten beschrieben worden ist. Die Bildung eines Hohlraums zwischen der Basalmembran und dem proximalen Ende des Rhabdoms, in welchen Hohlraum »Pigment von unterhalb der Basalmembran eintreten kann«. Die Möglichkeit einer Vermehrung der Retinulazellen von der gewöhnlichen Zahl acht bis zu zehn Zellen. »Der Umstand, daß die ein Tagleben führenden Formen von Nachtfaltern ihr Auge der Lebensweise angepaßt haben, indem sie durch Ausbildung von Pigment innerhalb der Corneafacetten und andere anatomische Eigentümlichkeiten das grelle Tageslicht abzublenden suchen, wobei sich eine Anzahl Abstufungen in der Anpassung feststellen ließen, deren Gipfel entschieden die Zygaeniden und *Ino*-Arten erreichen, indem sie in ihrem Auge das Auge eines echten Tagfalters bis ins kleinste Detail kopiert haben.« Und schließlich die Wiederentdeckung »des bereits von LEYDIG und SCHULTZE beobachteten, später aber in Vergessenheit geratenen Tapetums innerhalb der Retinula«.

Die Arbeit von BUGNION und POPOFF (1914) ist speziell den Nachtfaltern und dem Nachtkäfer *Oryctes rhinoceros* gewidmet. Die Augen dieser Tiere unterscheiden sich von denen der Taginsekten durch folgende Merkmale: »1. L'épaisseur plus grande de la rétine; 2. La division des rétinules en deux segments de grandeur inégale: le segment étroit, superficiel, atteignant parfois une longueur et une minceur extraordinaires; le segment épais, profond, généralement plus court; 3. La disposition des segments épais en une palissade régulière et très serrée placée au-dessus de la basale; 4. La présence entre les segments épais de pinceaux trachéens à direction longitudinale, remplissant entièrement leurs interstices; 5. La faible quantité du pigment contenu dans les cellules; 6. La mobilité plus grande des granules pigmentaire; 7. La présence en quantité plus forte d'une substance colorée infiltrant d'une manière diffuse les éléments rétinien.« Als Vergleichsmaterial haben die oben genannten Autoren das Appositionsauge von *Vanessa antiopa* untersucht. In der Beschreibung dieses Auges kann man einen Fortschritt gegenüber den früheren Publikationen insofern konstatieren, als der Eintrittsmodus der Tracheen in die Retina etwas genauer (aber doch nicht ganz genau) geschildert wird.

Bezüglich der Entwicklung der Facettenaugen und ihrer morphologischen Bedeutung findet man schon in der älteren Arbeit O. PANKRATHS (1890) den Gedanken, daß »ein einzelnes Auge, wie es sich bei der Raupe findet, mit einer Facette in Parallele zu stellen« sei. »Zwischen den Schapparatzen, welche jene beiden verschiedenen Arten des Sehens bedingen, lassen sich aber leicht Übergänge herstellen. Denken wir uns z. B. die Augen der Raupe näher aneinander gerückt und von einer zusammenhängenden Cornea überdeckt, so erhalten wir das Auge der Phryganidenlarven; werden in diesem Organ die Einzelaugen vermehrt und noch enger zusammengedrängt, so entsteht das Facettenauge. Dies letztere selbst ist daher nur als ein Komplex von vielen Einzelaugen anzusehen.«

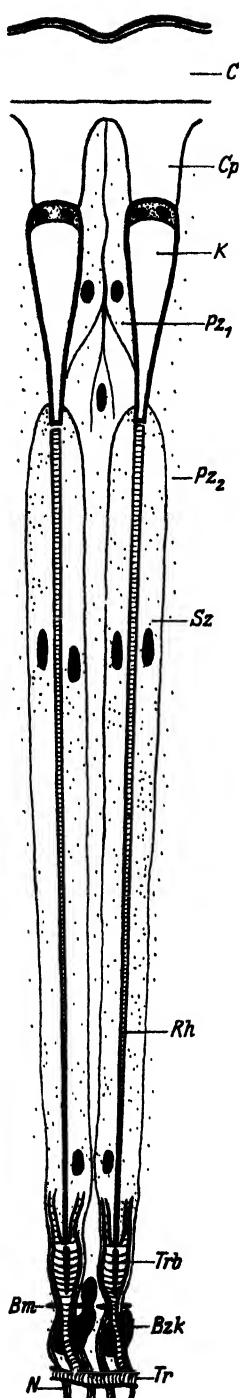


Abb. 1.

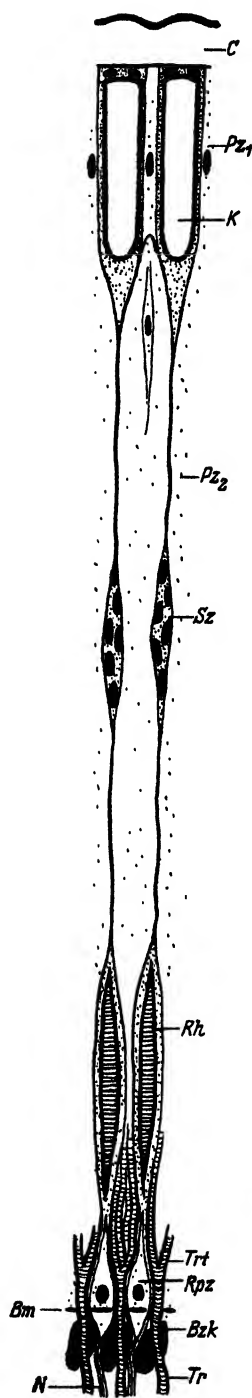


Abb. 2.

Eine ausführlichere Beschreibung des Entwicklungsprozesses verdanken wir H. JOHANSEN (1893), der das Imago-auge von *Vanessa urticae* studiert hat und zu folgenden uns hier näher interessierenden Resultaten gekommen ist: »1. Die Ommatidien gehen aus der einschichtigen Epidermis der Larve hervor. In der Epidermis kommt keine Einstülpung vor, wie eine solche von PATTEN an der Wespe beschrieben wird. 2. Die das Ommatidium zusammensetzenden Zellen: vier SEMPERSche Zellen, sieben Retinulazellen, zwei Hauptpigmentzellen, zwei Ganglienzellen. Jedes Ommatidium wird von sechs Pigmentzellen zweiter Ordnung umgeben, doch gehören dieselben zugleich auch benachbarten Ommatidien an. 3. Die SEMPERSchen Kerne liegen ursprünglich proximal von den Kernen der Hauptpigmentzellen. 4. Die SEMPERSchen Zellen bilden Häutungshärchen. 5. Die Cuticularhaare sind Ausscheidungen besonderer, zwischen den Ommatidien zerstreut stehender Zellen. 6. Es läßt sich kein Zellenlager nachweisen, das getrennt von den Kristallkegelzellen die Ausscheidung der Cornealinsen übernimmt. 7. Die das Ommatidium zusammensetzenden Zellen

Abb. 1. Zwei Ommatidien eines Appositions-Auges. Schematisch. Bm Basalmembran, Bzk Basalzellkern, C Cornea, Cp Processus corneae, K Kristallkegel, N Nervenfaser, Pz₁ Hauptpigmentzelle, Pz₂ Nebepigmentzelle, Rh Rhabdom, Sz Sehzelle, Tr Trachee, Trb Tracheenblase.

Abb. 2. Zwei Ommatidien eines Superpositions-Auges. Schematisch. Rpz Retinapigmentzelle, Trt Tracheentapetum. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

durchziehen die ganze Länge desselben. Eine Ausnahme machen die Retinulazellen. 8. Die Kristallkegel sind ursprünglich innere Ausscheidungen der SEMPERschen Zellen.«

BUGNION und POPOFF (1914), welche ebenfalls die Entwicklung des Komplexauges von Lepidopteren erforscht haben, fügen zum oben Angegebenen hinzu, daß »les rhabdomères entièrement indépendants des cristallins se forment par différenciation cytoplasmique des cellules rétinulaires. D'abord isolés, ils se soudent bientôt en un rhabdome unique de plus en plus réfringent«. Treffend ist weiter der Vergleich der Ommatidien auf dem ersten Stadium ihrer Entwicklung, wo sie in der Gestalt von spindelartigen Zellgruppen erscheinen, mit den erwachsenen Geruchs- und Geschmacksorganen von einigen Vertebraten und überhaupt mit den epidermalen Organen.

Ich will versuchen, die Angaben der oben erwähnten Autoren, soweit sie auseinanderweichen, zu vereinigen und sie mit den Resultaten meiner eigenen Untersuchung zu vervollständigen. Ich möchte zuerst die Appositions- und nachher die Superpositionsaugen analysieren. Im Schlußkapitel werde ich meine Ansichten über den morphologischen Bau und die physiologische Bedeutung des Rhabdoms darlegen.

Die beigegebenen Abb. 1 und 2 stellen die Schemata des Appositions- und des Superpositionsauges dar, die nach den von mir gewonnenen Angaben konstruiert sind. In manchen wesentlichen Einzelheiten unterscheiden sich diese Schemata von den Beschreibungen der früheren Autoren.

III. Die Appositionsaugen.

Die Appositionsaugen werden physiologisch dadurch charakterisiert, daß jede Retinula nur von denjenigen Lichtstrahlen gereizt wird, welche sie vom Kristallkegel desselben Ommatidiums empfängt. Morphologisch ist dies dadurch ausgedrückt, daß die Rhabdome sich mit den proximalen Enden der Kristallkegel in einer ganz oder fast unmittelbaren Berührung befinden (Abb. 1, Taf. 1, Abb. 1, Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25, Taf. 4, Abb. 47).

Die Doppelaugen, welche unter den Arthropoden reichlich verbreitet sind, fehlen wie bekannt den Schmetterlingen. Man darf vielleicht aber als einen entfernten Hinweis auf die Doppeläugigkeit die Tatsache auffassen, daß am Rande des Auges die Ommen viel kürzer als in der Mitte sind. Bei *Pieris napi* sind z. B. die centralen Ommen mehr als zweimal so lang wie die peripheren. Die Rhabdome der letzteren nehmen oft eine mehr oder weniger stark ausgesprochene Bogenform an (Taf. 1, Abb. 1). Das Auge des Nachtfalters *Zygaena* zeigt einen so weitgehenden Parallelismus mit den Appositionsaugen von Diurnen, daß auch hier die Randommen nur etwa die Hälfte der Länge von den centralen erreichen.

1. Die Cornea.

Die Chitincuticula der Arthropoden besteht, sobald sie dicker wird, wie bekannt (L. PLATE 1922, S. 177) aus zwei Hauptschichten: einer Außenlage oder Emailschiicht (W. BIEDERMANN 1903) und einer Innenlage. Die letztere kann in noch dickeren Chitinpanzern ihrerseits aus zwei (*Cetonia*, S. KAPZOV 1911) bis mehreren Schichten (höhere Crustaceen, O. BÜTSCHLI 1898) aufgebaut werden. In der Innenlage beobachtet man oft sogenannte Balkenbildungen, denen BIEDERMANN die Bedeutung funktioneller Strukturen im Sinne von ROUX zuschreibt. Man beobachtet Balkenbildungen ebenfalls in der Haupt- und in der Pigmentlage von Dekapoden.

In der Cornea der Facettenaugen, welche eine unmittelbare Fortsetzung der Chitinhülle des Tieres darstellt, ist auch ein ähnlicher Bau zu erwarten. Und tatsächlich haben mehrere Autoren bei verschiedenen Insekten eine zweischichtige Cornea beschrieben. Die innere Lage soll dabei aus feinen, verschieden stark färbbaren Lamellen bestehen.

Auch bei einigen Lepidopteren konnte JOHNAS (1911) dieselbe Struktur nachweisen. Bei kleineren Formen mit feinem Chitin (*Tinea pelionella*) sah er aber, daß die innere Lage sich in zwei verschiedenartig tingierbare Schichten bzw. Lamellen teilt. Bei anderen Formen dagegen schildert er nur eine einzige Cornealage. BUGNION und POPOFF (1914), welche von den Tagfaltern nur *Vanessa antiopa* untersucht haben, zeigen auf ihrer Abbildung ebenfalls eine einschichtige Cornea, die jedoch von den Kristallkegelzellen durch besondere plan-konvexe Körper — »cupules remplies d'une substance claire« — abgetrennt sind. Ein solcher Körper entspricht wohl dem von früheren Autoren bei anderen Insekten und von JOHNAS bei einigen Lepidopteren beschriebenen Processus corneae, der seinerseits als identisch mit dem Pseudoconus betrachtet wird.

In meinen Schnitten durch die Appositionsaugen der drei von mir untersuchten Schmetterlinge konnte ich einen und denselben Typus der Cornea konstatieren, welcher vielleicht auch den übrigen bei Tage fliegenden Faltern eigen ist.

Die Cornea besteht hier nämlich aus drei Lagen, welche ich als Außen-, Haupt- und Innenlage bezeichnen möchte.

Die Außenlage erscheint in Querschnitten (d. h. in Längsschnitten durch die Ommen) als feine, strukturlose, stark lichtbrechende Membran. Nach der Färbung Boraxcarmin-MALLORY wird sie grellrot (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 4, Abb. 47), das Eisenhämatoxylin nach HERDENHAIN färbt sie tiefschwarz (Taf. 3, Abb. 25). In die darunterliegende Hauptlage entspringen von ihr röhrenförmige Auswüchse, welche die Facetten voneinander abgrenzen. Diese Auswüchse sind bei *Pieris* (Taf. 1, Abb. 1) nur schwach angedeutet, bei *Epinephele* (Taf. 3, Abb. 25) reichen sie fast bis zur Innenlage, und bei *Zygaena* (Taf. 4, Abb. 47) durchbrechen sie die ganze Hauptlage und verdicken sich sogar proximalwärts. Im letzteren Falle unterscheiden sie sich von der Außenlage durch ihre Färbungsreaktion, indem sie nach Boraxcarmin-MAL-

LORY gelb werden, behalten aber dabei ihren hohen Brechungsindex. In beiden ersteren Fällen, wo die Auswüchse proximalwärts allmählich dünner werden, gehen sie allseitig ohne scharfe Grenze in die Substanz der Hauptlage über.

KUHN (1926) hat diese, wie oben gesagt, cylinderförmigen Gebilde bei einigen Landwanzen beobachtet, sie aber auf seinen Abbildungen mit dem nicht recht passenden Namen »Pigmentleisten« bezeichnet. Sie sind räumlich keine Leisten und sind nicht immer pigmentiert. Wo sie schwach entwickelt sind, erfüllen sie ihre katoptrische Funktion nur infolge ihrer stärkeren Lichtbrechungsfähigkeit. Bei *Zygaena* jedoch, wie es auf der rechten Seite der Abb. 47 auf Taf. 4 angegeben ist, sind sie dicht pigmentiert, so daß sie um jede Facette vollständig undurchsichtige Röhren darstellen. In schiefen Flächenschnitten durch die Cornea (Taf. 4, Abb. 48) kann man ebenfalls sehr gut die allmähliche Verdickung dieser Auswüchse verfolgen. An die Oberfläche der Cornea (C_1) treten sie in der Gestalt von feinen, unpigmentierten, nach Hämalan-Eosin gelb gefärbten Grenzlinien, welche die regelmäßig hexagonalen Facetten voneinander trennen. Etwas tiefer werden sie pigmentiert, und in noch tieferen Regionen (C_2) erreichen sie eine so bedeutende Dicke, daß die zwischen ihnen gelegenen Facetten eine runde Form annehmen.

Es ist nicht ohne Interesse zu bemerken, daß das Corneapigment sich dadurch auszeichnet, daß es nicht aus Körnchen besteht, sondern eine strukturlose Masse darstellt (Taf. 4, Abb. 47, 48). Ich war zuerst geneigt zu glauben, daß diese schwarze Masse kein eigentliches Pigment sei, das Resultat der Entpigmentierung (Taf. 4, Abb. 47) hat mich jedoch überzeugt, daß man es hier mit einer besonderen, amorphen Varietät des Pigmentes zu tun hat. Es läßt sich übrigens verstehen, daß die harte Chitinsubstanz nur eine solche Pigmentart enthalten kann.

Die Hauptlage, welche mit diesem Namen im Chitinpanzer der Crustaceen belegt wurde, wird bei Insekten gewöhnlich als Innenlage bezeichnet. Ich möchte aber den letzteren Terminus für eine, weiter unten zu besprechende, noch tiefer liegende Corneaschicht reservieren. Unsere Hauptlage stellt meistens die Hauptmasse der Cornea dar. Durch ihr Färbungsvermögen unterscheidet sie sich sehr scharf von der Außenlage. Nach MALLORY-Färbung erscheint sie tiefblau (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 4, Abb. 47), vom Eisenhämatoxylin wird sie nur schwach angegriffen (Taf. 3, Abb. 25), und nur Eosin (Taf. 4, Abb. 48) färbt die beiden Lagen ziemlich gleichmäßig.

In der Hauptlage beobachtet man stets einen lamellosen Bau (Balkenbildungen). Die dunkleren Lamellen wechseln mit helleren spaltförmigen Räumen ab. In meinen Präparaten, die nicht speziell zum Studium des Chitins angefertigt wurden, erscheinen die Lamellen meistens als unregelmäßige Gebilde, als Produkt des Zerreißens beim Schneiden. An besser erhaltenen Schnittstellen kann man jedoch konstatieren, daß sie auch in der unbeschädigten Cornea existieren, wo sie die für das Chitin typischen Balkenbildungen, d. h. Anpassungen für möglichst sparsames Festwerden des Chitinpanzers darstellen (NOWIKOFF 1930).

Unter der Hauptlage, zwischen dieser und der Oberfläche der Kristallkegelzellen und Pigmentzellen erster Ordnung, beobachtete ich bei *Zygaena* noch eine dünne Lage, welche nach MALLORY-Färbung hellblau (Taf. 4, Abb. 47, C_3) und mit Eosin hellrosa (Taf. 4, Abb. 49) gefärbt wird. Der auf der letzten Abbildung dargestellte Flächenschnitt zeigt, daß diese Innenlage hexagonale den Facetten entsprechende Verdickungen besitzt. Die Grenzen zwischen diesen Sechsecken besitzen eine so geringe Dicke, daß sie auf Flächenschnitten ganz farblos aussehen.

Dasselbe Gebilde findet man auch bei *Epinephele* (Taf. 3, Abb. 25, C_p), wo es aber bedeutend mehr entwickelt wird. Man hat es hier mit einer dickeren Innenlage zu tun, mit regelmäßigen Auswüchsen, die mit den Kristallkegelzellen in Berührung treten. Diese Auswüchse sind nichts anderes als die Processus corneae der früheren Autoren. Die Corneafacetten erhalten hier also eine bikonvexe Gestalt. Die Substanz der Innenlage ist mit Eisenhämatoxylin nur schwach tingierbar, welcher Umstand, nebst dem schwächeren Lichtbrechungsvermögen auf ihre weichere Konsistenz hindeutet. Sie zeigt eine granuläre Struktur, wobei die Körnchen stärker gefärbt werden als die sie umgebende Masse. Der innigste Zusammenhang dieser Lage mit den Pigmentzellen erster Ordnung (Pz_1) ist wohl ein Zeichen dafür, daß sie von diesen Zellen geliefert wird, wie es für die Cornea überhaupt angenommen wird. In den Ausbuchtungen der Innenlage sind die faserartigen Fortsätze der Pigmentzellen zweiter Ordnung (Pz_2) angeheftet. Die feinen Verästelungen dieser Fortsätze treten in die Substanz dieser Cornealage ein.

Eine noch stärkere Entwicklung erreicht die Innenlage bei *Pieris* (Taf. 1, Abb. 1), wo ihre Dicke, die Auswüchse (C_p) mitgerechnet, die Dicke der zwei übrigen Cornealagen bedeutend übertrifft. Ihre körnige Struktur und schwächere Tingierbarkeit ist auch hier zu be-

obachten. Die auf Taf. 1, Abb. 1 zwischen dieser Lage und den Pigmentzellen erster Ordnung (Pz_1) angegebenen Hohlräume stellen Kunstprodukte, Resultate der Schrumpfung beim Konservieren, dar.

Die drei von mir untersuchten Objekte zeigen eine auffallende Abhängigkeit der Auswüchse der Innenlage von den oben beschriebenen röhrenförmigen Auswüchsen der Außenlage. Je mehr nämlich die letzteren entwickelt sind, um so bescheidener erscheinen die sogenannten Processus corneae. Bei *Zygaena* (Taf. 4, Abb. 47) sind die ersteren so stark wie es nur möglich ist ausgebildet, die letzteren sind kaum zu konstatieren. Bei *Epinephele* (Taf. 3, Abb. 25) sind die beiden mittelgroß entwickelt. Bei *Pieris* (Taf. 1, Abb. 1), wo die Auswüchse der Außenlage beinahe fehlen, beobachtet man mächtige Auswüchse der Innenlage. In bezug auf die dioptrisch-katoptrische Funktion ersetzen wohl die beiden Gebilde einander. Die von mir angedeutete Gesetzmäßigkeit muß aber auf einem umfangreicheren Material und womöglich auch experimentell kontrolliert werden.

Zum Schluß möchte ich bemerken, daß die einzelnen von der Corneaoberfläche entspringenden Härchen oder Borsten, welche von den bisherigen Forschern der Lepidopterenaugen nur bei *Vanessa urticae* beschrieben werden, auch bei *Zygaena* vorhanden sind, wie es die zwei hellen, auf der schwarzen Pigmentmasse deutlich hervortretenden Querschnitte solcher Härchen auf meiner Taf. 4, Abb. 48 zeigen.

2. Die Kristallkegel.

Der zweite dioptrische Apparat, der Kristallkegel, besitzt wie bekannt bei Tagsschmetterlingen eine kegel- bzw. eine birnförmige Gestalt (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25, Taf. 4, Abb. 47, K). Von außen ist er allseitig von vier Kristallkegelzellen umhüllt, in deren Mitte er sich als ein geformtes Secret bildet. Die Hauptmasse der Zellen befindet sich am distalen Ende (Taf. 2, Abb. 12, Kz), wo auch die vier Zellkerne (Taf. 1, Abb. 1, Kzk) liegen. Die übrige Oberfläche des Kristallkörpers ist mit einer feinen, oft kaum bemerkbaren Protoplasmahülle umgeben. Unbedeutende Reste des Protoplasmas in Form von blauen Linien kann man nach der MALLORY-Färbung auch zwischen den einzelnen Segmenten des Kristallkörpers beobachten (Taf. 1, Abb. 1, 2), ein Zeichen dafür, daß jedes Segment im Innern einer entsprechenden Zelle seinen Ursprung nimmt. Bei *Epinephele* sieht man, wie die am distalen Ende dickere Protoplasomalage (Taf. 3, Abb. 25, Kz) proximalwärts allmählich dünner wird, so daß am proximalen Ende die Grenze zwischen dem Protoplasma und der Kristallkegelsubstanz

schwer zu ziehen ist. Dieses Ende (Taf. 3, Abb. 25, *K*) erweitert sich in Form eines Trichters, in dessen Höhle das Distalende des Rhabdoms (*Rh*) eintritt. Ein ähnliches Bild hat auch AST (1920) bei *Panorpa* beobachtet.

Der innere Bau des Kristallkegels ist bei den echten Tagfaltern und bei *Zygaena* verschieden.

Der Kristallkegel von *Pieris* (Taf. 1, Abb. 1, 2, *K*) und *Epinephele* (Taf. 3, Abb. 25, *K*) besitzt einen einfacheren Bau. Im Leben besteht er wohl aus einer gallertartigen Substanz, welche bei der Fixierung coaguliert. In meinen *Pieris*-Präparaten tritt diese Coagulation in Form einer schaumigen Struktur zutage. Die Alveolen dieses Schaums (Taf. 1, Abb. 1, 2) sind verschieden groß, wobei es als Regel gilt, daß sie in den distalen dickeren Partien des Kegels umfangreicher sind als in den dünneren proximalen. Eine weitere Andeutung auf eine gewisse Regelmäßigkeit des Coagulationsprozesses kann man darin erblicken, daß in jedem Segment gewöhnlich eine größere Vacuole sich bildet, um welche sich die kleineren gruppieren (Taf. 1, Abb. 2). Mit Boraxcarmin-MALLORY werden die Wände der Alveolen intensiv rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt; ihr Inhalt bleibt dabei hellrosa bzw. farblos. Diese Struktur war vielleicht die Quelle der Fehler PARTENS, der im Kristallkegel die vermeintlichen Neurofibrillen sehen wollte.

In den mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitten durch das *Epinephele*-Auge (Taf. 3, Abb. 25) sieht die coagulierte Substanz des Kristallkegels (*K*) granulär aus. Die dunklen Körnchen sind gleichmäßig im ganzen Kegel zerstreut. Ihre größere Menge in der dickeren Distalpartie verleiht derselben eine dunklere Farbe. Nur eine feine Lage an der Oberfläche des Kegels bleibt hell und anscheinend strukturlos. Nach MALLORY färben sich die Körnchen intensiv rot.

Bei *Zygaena* nimmt die strukturlose Lage bedeutend zu, und dadurch entsteht eine Komplizierung des Kegelbaues. Man findet hier nämlich zwei Bestandteile des Kristallkörpers: den inneren, wohl härteren Kegel und die äußere weichere bzw. flüssigere Hülle. Der Unterschied zwischen den beiden Bestandteilen tritt besonders deutlich auf meinen mit Hämalaun-Eosin gefärbten Schnitten hervor, wo der innere Kegel grellrot, die Hülle dagegen schwach blau aussieht (Taf. 4, Abb. 47, *K*). Mit Eisenhämatoxylin färbt sich der Kegel viel intensiver als die Hülle (Taf. 2, Abb. 12, 19, *K*). Die Struktur der Hülle ist deutlich granulär. Diejenige des Kegels ist infolge des starken Tinktionsvermögens desselben schwieriger festzustellen. In den feineren, mit

Eisenhämatoxylin nicht zu stark geschwärzten Schnitten jedoch und besonders dort, wo die Segmente des inneren Kegels beim Schneiden auseinandergehen (Taf. 2, Abb. 19), kann man in diesem Kegel eine schöne spumoide Struktur feststellen, die höchstwahrscheinlich, ebenso wie in den vorhergehenden Fällen, das Resultat einer Coagulation darstellt.

Die Differenz zwischen dem inneren Kegel und der Hülle äußert sich, abgesehen von der Struktur und der Farbreaktion, auch darin, daß das Zusammensetzen des Kegels aus einzelnen Segmenten sehr klar zutage tritt, während die Hülle als eine ununterbrochene Lage erscheint, in welcher die Grenzen der Segmente nicht zu sehen sind.

Der Kristallkörper der *Zygaena*, dieses bei Tage fliegenden Nachtfalters, hat also die Merkmale des letzteren, obgleich in einem abgeschwächten Grade bewahrt. Diese Merkmale äußern sich: erstens in der größeren Festigkeit des Kristallkegels und zweitens darin, daß der Kristallkegel, wie es von EXNER (1891) für die typischen Nachtschmetterlinge bewiesen wurde, in seiner Mitte aus einer stärker lichtbrechenden Substanz besteht und gegen die Peripherie immer schwächer lichtbrechend wird. Dadurch sammelt er, als Linsencylinder, auf dem Wege der totalen Reflexion möglichst vollkommen die auf ihn einfallenden Lichtstrahlen.

Noch einige Worte möchte ich dem proximalen Ende des Kristallkegels widmen. Dieses Ende ist überall ganz scharf vom darunterliegenden Rhabdom abgegrenzt. Auch die Sehzellen, die zuweilen (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25) dieses Ende allseitig umfassen, sind von den Kristallkegelzellen deutlich abgetrennt. Eine Verzweigung des Rhabdoms, dessen einzelne Rhabdomeren bei einigen Formen das Kristallkegelende rosettenartig umgeben, kommt bei den von mir untersuchten Tieren nicht vor. Doch bin ich überzeugt, daß man auch in diesem Falle von keinem kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den Sehzellen bzw. dem Rhabdom und den Kristallkegelzellen sprechen darf. Die Angabe JOHNAS (1911), daß die Kristallkegelhülle sich kontinuierlich in die Retinula fortsetzt und daß so ein direkter Zusammenhang zwischen den perzipierenden Elementen und dem dioptrischen Apparat hergestellt wird, erweist sich bei der Anwendung der electiven Färbungen und stärksten Vergrößerungen als unhaltbar. Diese Angabe wird übrigens auch von JÖRSCHKE (1914) auf Grund seiner Untersuchungen der Orthopteren und Termiten bezweifelt.

3. Die Retinulae.

a) Die Sehzellen.

Fast sämtliche Untersucher der zusammengesetzten Insektenaugen haben ihre Aufmerksamkeit der Zahl der die Retinula zusammensetzenden Sehzellen gewidmet. In den meisten Fällen wurde dabei die Achtzahl festgestellt. Von den früheren Autoren sprechen von der Achtzahl E. CLAPARÈDE (1859), GRONACHER (1879), J. CARRIÈRE (1885). Später hat HESSE dieselbe Zahl bei einer ganzen Reihe von Arthropoden angegeben, was auch von KIRCHHOFFER für Käfer, von DIETRICH für Dipteren, von JOHNAS für einige Lepidopteren, von BEDAU für Wasserwanzen, von GEYER für Hymenopteren, von JÖRSCHKE für Orthopteren und Termiten, von AST für Neuropteren, von Kuhn für Zikaden bestätigt wurde. Dieses häufige Vorkommen der achtzelligen Retinulae hat ZIMMERMANN (1914) zur folgenden Bemerkung veranlaßt: »So hätten wir also im Insektenauge mathematisch steigende Zahlenverhältnisse: zwei Corneagen- bzw. Hauptpigmentzellen, vier Kristallkegelzellen und acht Retinulazellen.«

Es wurde außerdem beobachtet, daß oft eine Zelle, zuweilen auch zwei, sich mehr oder weniger reduzieren, woraus eine sieben- bzw. sechszellige Retinula entstehen kann. DIETRICH (1909) hat versucht, die Siebenzahl der Retinulazellen dadurch zu erklären, daß jede Zelle auf das Licht einer gewissen Wellenlänge abgestimmt ist. Diese theoretische Spekulation wurde aber von ZIMMERMANN u. a. abgelehnt. Ob die Achtzahl dadurch erklärt werden kann, daß sie das Resultat der dreimaligen Teilung einer Anfangszelle darstellt, ist ohne spezielle embryologische Untersuchungen schwer zu entscheiden. Jedenfalls spricht JOHANSEN (1893), der die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* studierte, nur von sieben Retinulazellen im Ommatidium. Von anderen Schmetterlingen hat JOHNAS (1911) bei *Lycäniden*, *Cidaria* und *Botis* bis zehn Sehzellen in jeder Retinula gezählt.

Meine Objekte zeigen ebenfalls eine Verschiedenheit in der Zahl der Retinulazellen.

Am einfachsten sind die Verhältnisse bei *Epinephele*. Wenn man die Querschnitte durch die lange, ihrer Länge nach ziemlich gleichmäßige Retinula studiert, so findet man in der Zellkernregion (Taf. 3, Abb. 27) sieben Sehzellen. Diese Zahl ist ganz leicht, sowohl durch die Zellkerne (*Szk*) als auch die ziemlich deutlichen Zellgrenzen und die später zu besprechenden Chondriomapparate festzustellen. In den proximalen Partien der Retinulae sind schon acht Zellen vorhanden (Taf. 3, Abb. 29, *Sz*), und der Kern der achten Zelle liegt in der Nähe der Basalmembran (Taf. 3, Abb. 28, 30, *Szk*). Die Achtzahl der Retinulazellen wird hier durch die Nervenfasern bestätigt, welche unmittelbar unter der Basalmembran in Bündeln von acht Fasern in jedem verlaufen (Taf. 3, Abb. 31), weiter sich in dickere Bündel vereinigen (Taf. 3, Abb. 31, *N*) und nachher, in den tieferen Lagen des optischen Ganglions, von neuem in schön regelmäßig liegende achtfaserige Bündel angeordnet werden (Taf. 3, Abb. 32, *N*).

Die Retinulae von *Zygaena* unterscheiden sich von den oben besprochenen nur dadurch, daß man in der Mitte der Retinula bis zu acht Zellkerne zählt (Taf. 2, Abb. 16, *Szk*) und der neunte Kern sich außerdem an der Basalmembran (Taf. 2, Abb. 12, 17, *Szk*) befindet. Die Zahl der Nervenfasern in einem von der Retinula entspringenden Bündel scheint mir jedoch nur acht zu betragen (Taf. 2, Abb. 18, *N*). Bei der Feinheit dieser Fasern ist es allerdings sehr schwer, ihre Zahl genau zu bestimmen.

Am kompliziertesten liegen die Verhältnisse bei *Pieris*. Es gibt nämlich eine Anzahl Insekten mit zweischichtigen Retinulis. Am deutlichsten ist dies nach HESSE (1901) bei *Lepisma* und *Orchesella*, schwächer bei *Periplaneta* ausgesprochen. Eine ähnliche Erscheinung beobachten wir auch bei *Pieris*. Auf Längsschnitten sieht man, daß, abgesehen von dem an der Basalmembran liegenden Sehzellkern, in jeder Retinula noch zwei Zellkernanhäufungen vorliegen, und zwar in der distalen und in der mittleren Partie der Retinula (Taf. 1, Abb. 1, *Szk*). Wenn man die Querschnitte verfolgt, so trifft man im distalen Teil der Retinula vier dicke, scharf voneinander abgegrenzte Sehzellen (Taf. 1, Abb. 3, *Sz*). Die Querschnitte durch die distale Zellkernregion bestätigen diese Zahl (Taf. 1, Abb. 4). Weiter proximalwärts aber schieben sich zwischen die vier dicken noch vier schmale Zellen mit dunkler färbbarem Protoplasma ein (Taf. 1, Abb. 5, 6, 7, *Sz*). Zu eben diesen Zellen gehört die mittlere Kernanhäufung (Taf. 1, Abb. 5, *Szk*).

In Flächenschnitten durch die Basalmembran sieht man, wie dieselbe (Taf. 1, Abb. 8, *Bm*) von Tracheen (*Tr*) durchbrochen wird. Jeder Querschnitt durch die Trachee wird von vier dickeren und vier feineren Nervenfaserschnitten umgeben. Stellenweise (Taf. 1, Abb. 8, links in der Mitte, auch oben) konnte ich die neunte Nervenfaserschnitte bemerken, die wohl der proximalen Sehzelle angehört.

Bei der Besprechung der Superpositionsaugen werden wir sehen, daß auch andere Quantitäten der Sehzellen in einer Retinula vorkommen, so daß es kaum möglich ist, irgendwelche embryologische bzw. physiologische Gesetzmäßigkeiten aus der Anzahl dieser Zellen zu erschließen.

Was den inneren Bau der Sehzelle anbetrifft, so möchte ich in erster Linie bemerken, daß ich, ebenso wie manche frühere Autoren, keine Neurofibrillen im Protoplasma auffinden konnte. Nur an den Übergangsstellen in die Nervenfasern, ebenso wie in den Nervenfasern selbst, sind die punktförmigen Querschnitte durch die Neurofibrillen ganz

deutlich zu sehen (Taf. 1, Abb. 8, Taf. 2, Abb. 18, Taf. 3, Abb. 30, 31, 32, 38, N). Daher nehmen zuweilen (Taf. 2, Abb. 12) die proximalen Enden der Sehzellen auf Längsschnitten einen faserigen Charakter an. Das Bild der Fasern wird außerdem durch die in die Retinula von unten eindringenden Tracheen verstärkt.

Hauptsächlich habe ich meine Aufmerksamkeit den Protoplasmaeinschlüssen in den Sehzellen gewidmet, deren Studium bis jetzt vernachlässigt wurde.

In der neueren Literatur finde ich nur kurze Angaben darüber. Innerhalb der Retinulae von Wasserwanzen findet BEDAU (1911) außer dem Pigment »noch eine außerordentlich große Zahl von unregelmäßig geformten, bald größeren, bald kleineren Körpern«. »Diese Körper färben sich mit Eisenfärbung nach HEIDENHAIN intensiv schwarz und sind im hohen Grade lichtbrechend. Allem Anschein nach handelt es sich — dieser Ansicht ist auch GRENACHER — um Fettansammlungen.« Nach AST (1920) ist die Grundsubstanz des Sehzellenplasmas von Neuropteren »dicht erfüllt von Körnern, die wie das Chromatin der Kerne gefärbt sind«. Dasselbe erwähnt auch KIRCHHOFFER (1908) bei einigen Käfern. CONSTANTINEANU (1930) spricht von kernähnlichen Einschlüssen (Organicula) im Protoplasma der Sehzellen »besonders zwischen den Ästen des Rhabdoms«.

Die moderne cytologische Forschung beschäftigt sich indessen mit den Protoplasmaeinschlüssen sehr eifrig, und im Laufe der letzten Jahre ist darüber eine riesige Literatur entstanden. Ich begnüge mich damit, einige Resultate dieser kolossalen Forschung nach der vor kurzem erschienenen, ausführlichen Zusammenstellung M. PARATS (1928) anzuführen.

»La plupart des auteurs classiques«, schreibt PARAT, »s'accordent aujourd'hui pour admettre que le cytoplasme renferme, outre le noyau et le centre cellulaire:

- a) le Chondriome (mitochondries, chondriocentes);
- b) l'Appareil de GOLGI (le réseau ou corps de GOLGI, dictyosomes);
- c) les Enclaves, c'est à dire les vacuoles, les grains, les gouttes de grasse, certains cristalloïdes ou cristaux etc.«

Die eigenen Untersuchungen PARATS führen ihn zur Überzeugung, daß sämtliche physiologisch aktiven Bestandteile des tierischen Protoplasmas auf zwei Gebilde zurückgeführt werden können, nämlich auf das Chondriom und das Vacuum. Das Chondriom besteht meistens aus kurzen Fädchen, die oft miteinander verfilzt sind. Aber schon in lebenden Präparaten nehmen sie auch die Gestalt von Körnchen, tränenförmigen Tröpfchen, Ketten usw. an. Diese Modifikationen sind in fixierten Präparaten noch häufiger. »On peut constater même avec les meilleurs fixateurs, combien sont fréquents les altérations: formes granulaires, formes en raquette« usw.

Bezüglich des Vacuoms nimmt der genannte Verfasser an, daß es dem Vacuolensystem der pflanzlichen Zelle homolog sei und daß es dem größten Teile des HOLMGRENSchen Trophospongiums entspreche. Es erscheint gewöhnlich in Form von abgesonderten Vacuolen, kann aber auch die Gestalt eines Netzes annehmen. Meistens ist das Vacuum in der sogenannten GOLGischen Zone lokalisiert. »De plus«, schreibt PARAT, »nous avons vu que le vacuome, qu'il

soit localisé dans une zone, zone de GOLGI, ou qu'il soit réparti, disséminé dans toute l'étendue de la cellule, présente toujours des rapports topographiques assez étroits avec le noyau.»

In der GOLGISchen Zone existieren nahe Beziehungen zwischen dem Chondriom und dem Vacuom. »Les éléments du vacuome exercent . . . , par un simple effet de tension superficielle, une vive attraction sur le chondriome dont chaque élément ceint ou embrasse une ou plusieurs vacuoles.«

Das Vorhandensein des Vacuoms soll als ein Merkmal der Aktivität des Cytoplasmas gelten. »Dans toute cellule à métabolisme actif ou même dans toute cellule à métabolisme réduit mais destinée à rester en place au sein d'un tissu, nous avons toujours observé l'existence d'un vacuome. La plus ou moins grande abondance de ses éléments peut sans doute constituer un test de l'activité cellulaire.«

Unter anderem studiert PARAT die lebenden Nervenzellen von Crustaceen. »L'une des caractéristiques les plus essentielles de la cellule nerveuse des Crustacés est l'abondance des éléments du chondriome qui forment un feutrage épais rendant difficile, en l'absence de coloration vitale, l'examen des autres éléments.« Nach einer Färbung mit Janusgrün »on observe . . . des filaments ayant à peu près tous la même longueur, assez fins, ne présentant que très rarement des varicosités ou des traces de fragmentation. Ces Chondriocotes ne sont pas uniformément répartis dans la cellule; il en est en effet qui apparaissent comme enchevêtrés par petits groupes.« Auf gefärbten Schnitten sieht man das Bild klarer: »Au milieu de chaque groupement de chondriocotes il existe un petit espace non coloré, correspondant à la place de la vacuole.«

Für die Nervenzellen macht PARAT eine Ausnahme von seiner allgemeinen Regel und nimmt an, daß man mit spezieller Färbung zwischen den Chondriocoten das Vorhandensein von NISSEL-Körpern nachweisen kann.

Meine Präparate der Lepidopterenaugen wurden nicht speziell zum Studium des Chondrioms angefertigt. Es ist aber schon längst bekannt, daß zum Nachweis der Mitochondrien die Eisenhämatoxylinfärbung geeignet ist. Und gerade in meinen Eisenhämatoxylinpräparaten finde ich Bilder, die einerseits ganz genau mit den Angaben PARATS übereinstimmen und andererseits die oben angeführten Bemerkungen der früheren Autoren über das Vorkommen der Körnchen im Protoplasma der Sehzellen verständlich machen.

Schon bei schwächeren Vergrößerungen (Apochr. 2 mm, Oc. 4) unterscheidet man im Protoplasma eine körnige Struktur (Taf. 2, Abb. 12). In besser gelungenen Präparaten (Taf. 3, Abb. 28) sieht man dunkel gefärbte Körnchen und kurze Fädchen, welche auf dem helleren Grunde des Cytoplasmas recht deutlich hervortreten. Bei stärkerer Vergrößerung (Apochr. 2 mm, Oc. 8) unterscheidet man das Bild noch klarer. Auf Querschnitten durch die Ommen (Taf. 3, Abb. 27, 29, 30) sieht man nämlich, daß die Körnchen und Fädchen sich vorwiegend um homogene, beinahe farblose Flecke gruppieren. Wenn wir also die

Körnchen und Fädchen für das Chondriom (*Ch*) halten, so liegt der Gedanke nahe, die von ihnen umgebenen Räume als Vacuum (*V*) aufzufassen. Die Kombination von Chondriosomen mit einer Vacuole macht auf den ersten Blick den Eindruck eines Zellkerns (Taf. 3, Abb. 29). Dieser Eindruck erweist sich aber als falsch, sobald man das Fehlen der Zellkernmembran feststellt. Am deutlichsten tritt aber die Differenz zwischen dem Zellkern und dem sogenannten perivacuolären Chondriom in denjenigen Schnitten, wo die beiden Gebilde zu sehen sind (Taf. 3, Abb. 27, *Szk, Ch*), zutage.

Die stärksten Vergrößerungen (Apochr. 2 mm, Oc. 12) fügen nicht mehr viel Neues zur oben gegebenen Schilderung hinzu. Die Abb. 20 und 21 auf Taf. 2 stellen die Schnitte durch die Ommen von *Zygaena* die Abb. 22, 23 auf Taf. 2 von *Epinephele* dar. In Längsschnitten (Taf. 2, Abb. 20, 22) sieht man ganz deutlich die Vacuombildungen, die die Form von geschlängelten und, wie es scheint, miteinander netzartig anastomosierenden Kanälchen (*V*) besitzen. Am besten sind diese Gebilde in der Nachbarschaft der Zellkerne (Taf. 2, Abb. 20, *Szk*) zu beobachten. Die rundlichen Querschnitte der Kanälchen sind auf Taf. 2, Abb. 21, 23 (*V*) zu sehen. Die granulären und fibrillären Chondriosomen sind im Cytoplasma überall, in größeren Mengen aber um die Vacuolen zerstreut. Ohne spezielle Untersuchungen ist es schwer zu entscheiden, ob die Körnchen und Fädchen natürliche Chondriom-elemente sind, oder ob die ersteren, wie es bei einigen Objekten von PARAT beobachtet wurde, die künstlichen Zerfallsprodukte der letzteren darstellen.

Neben diesen wohl aktiven Bestandteilen trifft man in den Sehzellen noch andere Einschlüsse, die ich mit den von BEDAU beschriebenen identifizieren möchte. Das sind größere (zuweilen sehr große) oder kleinere kugelförmige Körper, die vorwiegend in den distalen Partien der Sehzellen liegen und sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz (Taf. 2, Abb. 22, 23, Taf. 3, Abb. 25, 26), mit Boraxcarmin-MALLORY intensiv rot (Taf. 1, Abb. 1, 3, 4) färben. Die Tatsache, daß diese Gebilde nicht regelmäßige Bestandteile der sämtlichen Sehzellen in den von mir untersuchten Augen sind und daß sie auch in den Pigmentzellen vorkommen, veranlaßt mich, sie entweder für Reservestoffe oder für Ausscheidungsprodukte zu halten.

Die unmittelbar dem Rhabdom anliegende Cytoplasmapartie, die sogenannte Schaltzone HESSES, will ich im Zusammenhang mit diesem Gebilde besprechen.

b) Das Rhabdom.

Das Rhabdom in den von mir untersuchten Appositionsaugen stellt einen einheitlichen Stab dar, welcher sich vom proximalen Kristallkegelende fast bis zur Basalmembran erstreckt. Er besitzt seiner ganzen Länge nach den gleichen Durchmesser oder verjüngt sich etwas in proximaler Richtung.

Über die innere Beschaffenheit des Rhabdoms wurden zwei verschiedene Meinungen geäußert. Einige Autoren, wie z. B. GRENACHER (1879), WATASE (1890), EXNER (1891), JÖRSCHKE (1914), haben sich für die cuticulare Beschaffenheit ausgesprochen. »Neueste Untersuchungen von S. WATASE«, schreibt EXNER, »haben ergeben, daß, so wie die Cornea und die Kristallkegel eine cuticulare Ausscheidung aus den Zellen des Ectoderms sind, auch die Rhabdome im selben Verhältnis zu den Retinulazellen stehen, welche letztere auch als ectodermale Sinneszellen zu betrachten sind. Demnach wäre Alles, was im Facettenglied dioptrisch oder katoptrisch wirkt, es mag selbst in der Tiefe der Sehstäbe liegen, Cuticulargebilde.« JÖRSCHKE hält im Anschluß an EXNER u. a. und auf Grund seiner »eigenen Befunde die Rhabdome für äußere Cuticularsäume.

Demgegenüber behaupten HESSE und seine Nachfolger, daß das Rhabdom aus verdickten Enden der Neurofibrillen bestehe, aus quergelegenen Stiften, welche auf Längsschnitten durch die Retinula ihm das Aussehen eines Stiftensaums verleihen. »Rezipierende Endorgane«, sagt HESSE (1901), »sind Stiftensäume, deren einzelne Stiften das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bilden, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Centralorgan (G. opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiften durch eine kontinuierliche Leitung mit einer centralen Zelle verbunden.« Die meisten Autoren, sagt er an einer anderen Stelle derselben Publikation, sehen in den Rhabdomen cuticulare Absonderungen der Sehzellen. »Ich kann jedoch den Nachweis innigsten Zusammenhangs zwischen Rhabdomeren und Sehzellen liefern . . . Ein Cuticularsaum liegt seiner Zelle nur äußerlich an und ist von ihr durch eine scharfe Grenze getrennt; beim Stiftensaum jedoch gehen unendlich viele feinste Fäserchen vom Rhabdomer zur Zelle; es ist nicht zu bezweifeln, daß beide eine Einheit bilden.« Die Zone dieser feinsten Fäserchen ist die Schaltzone.

Diejenigen Fälle aber, wo auch er selbst keine Stiftensäume entdecken konnte, führen HESSE zum Bekenntnis, daß die Rhabdome »zuweilen eine cuticulare Beschaffenheit annehmen«.

CONSTANTINEANU, der vor kurzem (1930) die Dipterenlarvenaugen unter der Leitung HESSES untersucht hat, schreibt über die Stiften der Ocellen folgendes. In einigen Fällen sind sie »durch eine Kittsubstanz, wie R. HESSE sagt, oder sogar durch substantielle Veränderung miteinander so verbunden, daß auch bei genauer Betrachtung keine gesonderten Stiften mehr wahrzunehmen sind«. Auch im Komplexauge findet er keine Stiften, indem er bemerkt: »Die histologische Beschaffenheit dieser Rhabdome scheint mehr cuticulär verändert zu sein.«

Sowohl das Studium der Literatur als auch eigene Untersuchungen überzeugen mich, daß die HESSEsche Beschreibung der Stiftenstruktur im Rhabdom tadel-

los ist. Aber eine Verbindung der Stiftchen mit den Neurofibrillen vermochte weder er noch ein späterer Forscher mit Sicherheit nachzuweisen. Einige Beispiele aus der Arbeit HESSES (1901), welche er als besonders günstig für seine Auffassung betrachtet, zeigen das sehr deutlich. Bei *Periplaneta* sind der Stiftchensaum und die Schaltzone ganz gut ausgesprochen. »Im übrigen Teil der Zelle allerdings ist das Plasma so dicht granuliert, daß auch auf ganz dünnen Schnitten eine Verfolgung der Fibrillen unmöglich ist.« Bei *Aeschna*-Larven kann man »wiederholt Fibrillen, wenn auch nur andeutungsweise, in das Plasma verfolgen und proximal umbiegen sehen«. Diese andeutungsweise sichtbaren Fibrillen sind in einer schematischen Zeichnung (Abb. 74) abgebildet, wo man jedoch das Fortsetzen der Schaltzonestiftchen in die Neurofibrillen der Zelle nicht verfolgen kann. Für die Augen von *Sphinx*, in welchen HESSE die ganz voneinander abgesonderten Strukturen der Plättchen im Rhabdomer und der Fasern im Zellplasma beobachtet, nimmt er an: »Wahrscheinlich stehen die Fibrillen mit den Plättchen des Rhabdomers in Verbindung«. Über die Crustaceen schreibt er: »Die Fortsetzung der Fibrillen im Zellkörper ließ sich nicht verfolgen.« Und überhaupt wird das den Krebsaugen gewidmete Kapitel mit folgenden Worten abgeschlossen: »Doch müssen hier erst fernere Untersuchungen die nötige Sicherheit bringen.« Sogar in bezug auf die Spinnenaugen, in welchen HESSE bessere Bestätigungen seiner Anschauung findet, äußert er sich recht vorsichtig, was auch von E. WIDMANN (1908) bei der Kritik der Befunde HESSES notiert wird.

Die späteren Forscher haben zur Entscheidung der Frage nichts Wesentliches beigetragen. Ich möchte hier die Angaben von zwei neueren Autoren, welche die Komplexaugen untersucht haben, anführen. KUHN (1926) begrenzt sich nur dahin, die HESSESche Beschreibung des Rhabdombaues wörtlich zu zitieren. M. I. CONSTANTINEANU (1930), welcher das Rhabdom von *Culicinae* für »mehr cuticulär verändert« hält, schreibt über die Komplexaugen der Larve von *Mochlonyx culiciformis*: »Die Stiftchen konnte ich hier nicht erkennen, wohl fast immer aber eine helle Zone rings um die Rhabdome. Auch die Neurofibrillen sind nicht klar zu sehen; ich konnte nur Andeutungen davon erkennen.«

Eine solche, in allen diesbezüglichen Arbeiten herrschende Unbestimmtheit der Beschreibung, ebenso wie der schematische Charakter der diesen Arbeiten beigegebenen Abbildungen hat mich veranlaßt, dem Studium des Rhabdoms und der es umgebenden Cytoplasmapartien eine besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

Dabei bin ich imstande gewesen, die Stiftchenstruktur in den Rhabdomen der Appositionsaugen mit verschiedenen Färbungsmethoden zu konstatieren. Nach der MALLORY-Färbung allein oder mit Boraxcarmin tritt sie recht deutlich sowohl bei schwächeren (Taf. 1, Abb. 1, *Rh*) als auch bei starken Vergrößerungen (Taf. 1, Abb. 9, 10, 11, *Rh*) hervor. Dabei kann man oft in der Mitte des Rhabdoms ein feines Kanälchen sehen, Zeichen dafür, daß die Rhabdomere nicht lückenlos miteinander verwachsen sind (Taf. 1, Abb. 3, 11). Nach Eisenhämatoxylinbehandlung hat mir das Auge von *Epinephele* die deutlichsten Bilder geliefert.

Man sieht hier (Taf. 2, Abb. 22, *Rh*) feine Stiftchen mit ihren distalen punktförmigen Anschwellungen oder Knöpfchen und die das Rhabdom umgebende gestrichelte Schaltzone. Die scheinbare Verschiedenheit des Baues der beiden auf Taf. 2, Abb. 22 abgebildeten Rhabdome entsteht dadurch, daß in der Mitte des linken prismenartigen Rhabdoms zwei Kanten, beim rechten nur eine Kante zu sehen ist.

Die oben erwähnten Knöpfchen, die auch von HESSE beschrieben wurden, zeigen auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit den im Cytoplasma zerstreuten Chondriomelementen. Das genauere Studium führt mich jedoch zur Überzeugung, daß beide Gebilde verschieden sind. Erstens ist die Form der Anschwellungen viel gleichmäßiger als die der Chondriosomen, und zweitens auf manchen nach MALLORY gefärbten Schnitten (Taf. 1, Abb. 5, 6, 7, *Rh*), wo das Chondriom nicht zu sehen ist, treten die Anschwellungen sehr deutlich hervor.

Die Stiftchenstruktur des Rhabdoms, ebenso wie die rauhe, durch die Knöpfchen verursachte Oberfläche desselben legen mir den Gedanken nahe, daß das so gebaute Rhabdom nicht als Lichtfangapparat (EXNER), sondern vielmehr als Zerstreuer der Lichtstrahlen in den Sehzellen betrachtet werden muß.

Viel undeutlicher ist der Stiftchenbau des *Zygaena*-Rhabdoms (Taf. 2, Abb. 20, *Rh*), welches mehr den Charakter eines homogenen Cuticulargebildes zeigt. Man kann aber auch hier eine schwache Querstreifung bemerken.

Die dunkel färbbaren punktförmigen Gebilde, die den Endanschwellungen von Stiftchen entsprechen, sind auch bei *Zygaena* sowohl in Längs- (Taf. 2, Abb. 20) als auch in Querschnitten durch die Rhabdome (Taf. 2, Abb. 21) ohne Schwierigkeit zu beobachten. Vielleicht stellt das von JOHNS beschriebene Retinulatapetum nichts anderes als solche Knöpfchen dar.

Was die Querschnitte durch die Rhabdome anbetrifft, so erscheinen sie meistens entweder homogen oder zeigen eine ziemlich verschwommene radiäre Strichelung (Taf. 2, Abb. 21, 23, *Rh*), welche ebensogut für Stiftchen als auch für Grenzen zwischen den einzelnen Rhabdomeren gehalten werden darf. Diese Querschnitte geben eine richtige Vorstellung von der äußeren Form des Rhabdoms, welche gewöhnlich nicht cylinderartig, wie es oft angenommen wird, sondern prismatisch ist. Die Zahl der Prismenflächen scheint bei *Epinephele* und *Zygaena* der Zahl der Sehzellen zu entsprechen (Taf. 2, Abb. 21). Interessante Formveränderungen erfährt seiner Länge nach das Rhabdom von *Pieris*. An seinem distalen Ende besitzt es einen kreisrunden Querschnitt (Taf. 1,

Abb. 3, *Rh*). Weiter proximalwärts, wo es immer noch von vier Sehzellen umgeben wird, ist es nicht selten rundlich-viereckig. An der Stelle, wo zwischen den vier Sehzellen die vier weiteren schmalen sich einschieben, nimmt es eine sechseckige (nicht achteckige)¹ Gestalt an (Taf. 1, Abb. 5 oben). Und schließlich in der proximalen Partie, wo die schmalen Sehzellen scheinbar die Hauptrolle spielen, wird es von neuem deutlich viereckig (Taf. 1, Abb. 5 unten, Abb. 6, 7).

Das Rhabdom ist, wie bekannt, von der hellen Zone, HESSES Schaltzone, umgeben. In den meisten meiner Präparate läßt sich diese Zone mit ihrer charakteristischen Querstreifung sowohl in Längsschnitten (Taf. 1, Abb. 1, 9, 10, Taf. 2, Abb. 20, 22, Taf. 3, Abb. 25, 28) als auch in Querschnitten (Taf. 2, Abb. 16, 18, 21, 23, Taf. 3, Abb. 27, 29, 30) beobachten. Nirgends aber konnte ich eine Fortsetzung der Fäserchen der Schaltzone weiter in die Zelle verfolgen. Und überhaupt, wie oben gesagt, finde ich die Neurofibrillen nur in den proximalen Partien der Sehzellen. Andererseits ist es schwer, diese Fäserchen mit den Rhabdomstiftchen zu identifizieren. Auf meiner Abb. 11, Taf. 1 sind die Schaltzone und das Cytoplasma nicht angegeben, um die kostspielige Mehrfarbigkeit der Tafel zu vermeiden. Im entsprechenden Schnitt erscheinen die Fäserchen der Schaltzone (ebenso wie das Protoplasma) bräunlich gefärbt, was sie von den violetten Stiftchen scharf unterscheidet. Ich möchte daher glauben, daß die Schaltzone eine modifizierte Protoplasmalage darstellt, vielleicht einen von BÜTSCHLI (1902) u. a. so oft an der Grenze zwischen dem Plasma und den anderen Körpern beschriebenen Alveolarsaum oder eine andere durch Spannung hervorgerufene Struktur.

Aus dem oben Gesagten folgt, daß meine Untersuchungen die Existenz der von HESSE beschriebenen Strukturen des Rhabdoms und der Schaltzone bestätigen. Andererseits ist es aber für mich klar, daß das Rhabdom einen cuticulären Charakter haben muß. Als Beweise dazu dienen folgende Tatsachen:

1. Das Lichtbrechungsvermögen des Rhabdoms ist bedeutend größer als das des Cytoplasmas und entspricht etwa dem des Kristallkörpers und der Cornea;
2. die Färbungsfähigkeit ist ebenfalls bedeutender;
3. die Struktur des Rhabdoms besitzt eine Ähnlichkeit mit dem Chitinbau, der nicht selten als fibrillär bzw. lamellös erscheint;

¹ Es kommt auch bei anderen Insekten vor, daß die Zahl der Rhabdomseiten mit derjenigen der Sehzellen nicht übereinstimmt.

4. die Einschlüsse des Protoplasmas (Chondriosome, Pigment usw.) vermögen nicht in das Rhabdom einzutreten;

5. keine Fixation bewirkt eine Zickzackform der Rhabdomumrisse, wie es so oft bei den Grenzlinien der Sehzellen der Fall ist; das Rhabdom schrumpft fast niemals, sondern bleibt, wie eine Skeletachse, deren Rolle es auch nebenbei spielt, gerade oder leicht gebogen.

Die Versöhnung der Angaben über die Stiftchenstruktur und über den cuticularen Charakter des Rhabdoms ist meiner Ansicht nach nicht schwer. Man braucht nur die Struktur einiger Chitine mit dem Rhabdombau zu vergleichen, um sich zu überzeugen, daß der letztere auch den festen Cuticulargebilden eigen sein kann. Sehr lehrreich in dieser Hinsicht ist das Zusammenstellen von zwei beigegebenen Abbildungen (Abb. 3, 4), von denen die erste das HESSESche Schema des Stiftchensaums, die zweite die Entwicklung des Chitins nach N. HOLMGREN

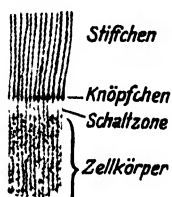


Abb. 3.

Abb. 3. Schema des Stiftchensaums. Nach R. HESSE (1901).

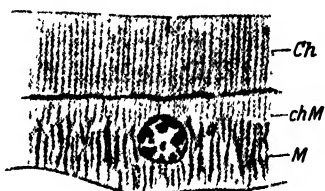


Abb. 4.

Abb. 4. Chitinbildung bei Dipteren. Nach HOLMGREN (1902). *Ch* Chitinschicht, *chM* chitinisierter Teil der Matrixzelle, *M* Matrixzelle.

(1902) photographisch wiedergibt. Die Bilder sind so weitgehend identisch, daß, bei dem zufälligerweise gleichen Umfange ihrer Teile, die Bezeichnungen HESSES: »Stiftchen, Knöpfchen, Schaltzone, Zellkörper«, auch für die Abbildung HOLMGRENS ganz gut passen. Auf der letzteren Abbildung treten nur die Knöpfchen nicht so deutlich wie auf dem Schema HESSES hervor. Eine solche Struktur des Chitins entsteht nach HOLMGREN dadurch, »daß die Filarsubstanz des Zellkörpers distalwärts chitiniert und Chitinsäulen bildet, die die kräftige Chitinschicht konstituieren«¹.

Einige weitere Bemerkungen über das Rhabdom, und zwar über sein proximales Ende, will ich in den zwei nächsten Kapiteln hinzufügen. Der allgemeinen Besprechung der physiologischen Bedeutung des Rhabdoms ist der letzte Abschnitt dieser Arbeit gewidmet.

¹ Im Zusammenhang damit erfährt eine alte Angabe von HENSEN (1865) große Bedeutung. Nach HENSEN nämlich, wie es auch von HESSE (1902) angeführt wird, geht die Stäbchenschicht der Retinazellen von Cephalopoden allmählich in die Cuticula des benachbarten Epithels über.

4. Die Pigmentzellen.

Während die Pigmentzellen anderer Insektenaugen von mehreren Autoren ausführlich beschrieben worden sind, findet man in der Literatur nur kurze und ungenügende Angaben über diese Zellen der Appositionsagen von Lepidopteren. Mit Hilfe der modernen mikroskopischen Technik haben diese Zellen nur JOHNAS (1911) und BUGNION-POPOFF (1914) untersucht.

JOHNAS beschreibt sie meistens mit ähnlichen Zellen der Superpositionsagen zusammen, obgleich sie in den beiden Augen beträchtliche Verschiedenheiten zeigen. Dadurch entstehen solche Mißverständnisse, wie die Angabe, daß »in den Augen der Lepidopteren sich leicht alle drei Kategorien von Pigmentzellen (Haupt-, Neben- und Retinapigmentzellen) nachweisen ließen«, was, wie wir sehen werden, nicht überall zutrifft, oder, daß die Nebepigmentzellen »eine spindelförmige Gestalt aufweisen«, was bis zu einem gewissen Grade nur für Superpositionsagen gilt. Die Behauptung, daß die genannten Zellen »stets in der Sechszahl« auftreten, ist auch nicht für alle Fälle richtig. Eine besondere kritische Besprechung verdient schließlich die Angabe über die Retinapigmentzellen, deren Studium seinerzeit SCHULTZE (1868) große Schwierigkeiten bereitete. JOHNAS hat ebenfalls bei einer ganzen Reihe von Tagfaltern »trotz genauester Beobachtung keine Spur von Kernen nachweisen können«. Dieser Tatsache aber stellt er folgende Vermutung entgegen: »Sie müssen vorhanden sein, da das Retinapigment, das ich in den betreffenden Abbildungen auch stets eingezeichnet habe, für ihre Existenz zeugt.« Und fügt hinzu: »Doch ließen sie sich nicht erkennen, obgleich ich das Pigment auf chemischem Wege fast vollkommen entfernt hatte.«

Der Angabe JOHNAS', daß die Nebepigmentzellen »sich von der Cornea bis zum proximalen Drittel der Retinula erstrecken«, stellen BUGNION und POPOFF die Behauptung entgegen, daß diese Zellen (les cellules intercalaires bei *Vanessa antiopa*) bis zur Basalmembran reichen. Bei demselben Schmetterling beschreiben sie »les cellules basales«, welche, den Abbildungen nach zu beurteilen, nicht wirkliche Basalzellen, sondern die Sehzellen mit basal liegenden Kernen darstellen sollen.

Die von mir untersuchten Appositionsagen sind im allgemeinen nicht reich an Pigment. Die Sehzellen sind, wie es auch von früheren Autoren angegeben wurde, vollständig pigmentfrei. Das grünlichbraune bis braune Pigment von *Epinephele* und *Pieris* befindet sich in den Hauptpigmentzellen (Pigmentzellen erster Ordnung) und in den distalen Partien der Nebepigmentzellen (Pigmentzellen zweiter Ordnung). Im Centrum des Auges ist es gewöhnlich etwas reichlicher als am Rande, wo, wie wir oben gesehen haben, die Retinulae kürzer sind. Oft sind die Nebepigmentzellen der am Augenrande stehenden Ommen vollständig unpigmentiert. Eine solche Verteilung des Pigments steht wohl damit im Zusammenhang, daß die centralen Partien des Auges den Sonnenstrahlen am meisten ausgesetzt werden.

Das Pigment der *Zygaena* ist schwarz und reichlicher als bei den beiden anderen Faltern. Es ist ebenfalls hauptsächlich distal angeordnet

(Taf. 4, Abb. 47 rechts), doch reichen vereinzelte Körnchen bis zur Hälfte der Nebenzpigmentzellen. Die Randpartien des Auges sind auch hier etwas schwächer als das Centrum, aber doch reichlich genug pigmentiert. Zum Unterschied von den oben genannten Faltern liegt bei *Zygaena* das Pigment vorwiegend in den Nebenzpigmentzellen (wohl im Zusammenhang mit der reichlichen Pigmentierung der Cornea; Taf. 4, Abb. 47).

Die zwei Hauptpigmentzellen (Pz_1) mit ihren Kernen (Pzk_1) sind sowohl in Längs- (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25) als auch in Querschnitten (Taf. 1, Abb. 2, Taf. 2, Abb. 14) leicht zu sehen. Die auf Taf. 1, Abb. 1 dargestellten Hohlräume über und unter diesen Zellen sind wohl bei der Fixation entstandene Kunstprodukte. In anderen Präparaten (Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25) fehlen sie. Die Zellen erfüllen den Raum zwischen der Cornea bzw. den Corneaauswüchsen, den Kristallkegeln und den Nebenzpigmentzellen. Dementsprechend ist ihre Gestalt recht mannigfaltig, ebenso wie die Form ihrer Kerne, welche kugelförmig (Taf. 1, Abb. 1, 2), abgeplattet (Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 25) und verschiedenartig gekrümmt (Taf. 2, Abb. 14) sein können.

JOHNAS gibt an, daß die Lage dieser Kerne von der Größe der Processus corneae abhängt. Wenn diese Auswüchse groß sind, so sollen die Kerne ihnen eng in den distalen Zellteilen anliegen. Das bringt er mit der bekannten Tatsache in Zusammenhang, daß die Hauptpigmentzellen bei Insekten auch die Rolle der Corneazellen spielen. Meine Präparate bestätigen jedoch die Beobachtung JOHNAS' nicht. So zeigen die Zellkerne bei *Epinephela* (Taf. 3, Abb. 25), wo die Corneaauswüchse nur eine mittlere Größe erreichen, eine distale Lage, bei *Pieris* aber (Taf. 1, Abb. 1), wo die Auswüchse am meisten entwickelt sind, befinden sich die Kerne in den proximalen Zellteilen. Diese meine Beobachtung spricht jedoch nicht gegen die Annahme einer corneagenen Funktion der Hauptpigmentzellen.

Die Zahl der Nebenzpigmentzellen um jede Retinula ist nicht überall sechs, wie es JOHNAS anführt und wie ich bei *Pieris* und *Epinephela* beobachtete. Bei *Zygaena* (Taf. 2, Abb. 15) kann ich, hauptsächlich den Kernen nach (Pzk_2), bis zu zwölf solcher Zellen zählen, wie es auch BEDAU (1911) bei einigen Wasserwanzen beobachtet hat.

Distal gehen sie immer von der Cornea ab. Bei *Zygaena* verlaufen sie zwischen den Kristallkegeln in der Gestalt von dicken Schläuchen (Taf. 4, Abb. 47, Pz_2), so daß die Hauptpigmentzellen (Pz_1) an diese Kegel eng angepreßt werden. In anderen Appositionsaugen (Taf. 1,

Abb. 1, Taf. 3, Abb. 25) sind ihre distalen Teile auf dünne, intensiv färbbare Fädchen reduziert, welche sich einerseits in der Substanz der Cornea (Taf. 3, Abb. 25), andererseits im Zellplasma (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 3, Abb. 25) verzweigen können. Die Verästelungen im Zellplasma reichen gewöhnlich bis zum Kern (Taf. 3, Abb. 25, *Pzk*₂), welchen sie pinselartig umhüllen. Diese Kerne (Taf. 1, Abb. 3, Taf. 2, Abb. 15, Taf. 3, Abb. 26, *Pzk*₂) können ebenso wie die Hauptpigmentzellkerne recht mannigfaltig aussehen.

Wie weit proximalwärts die Nebenzellen ziehen, ist schwer zu sagen, da weder in Längs- noch in Querschnitten eine Grenze zwischen ihnen und den weiter liegenden Basalzellen festzustellen ist. Wenn wir allerdings die regelmäßige interstitielle Anordnung der Nebenzellen in Querschnitten verfolgen (Taf. 1, Abb. 3, 4, 5, Taf. 3, Abb. 27, 29, *Pz*₂) und sie mit einer unregelmäßigen Verteilung der Basalzellen (Taf. 1, Abb. 6, Taf. 3, Abb. 30, *Bz*) vergleichen, so bekommen wir den Eindruck, daß die erstgenannten Zellen ziemlich tief in die Retina, fast bis zur Basalmembran, welche sie jedoch nicht berühren, eindringen.

Neben dem sogenannten Irispigment, dessen Trägerinnen die oben genannten beiderlei Zellen sind, existiert bei Schmetterlingen, ebenso wie bei anderen Insekten, das Retinapigment, welches seine Lage in den proximalen Ommatiden hat. In Superpositionsäugen liegt es in besonderen Retinapigmentzellen, deren Vorhandensein in den Appositions-äugen, wie wir oben gesehen haben, nicht sicher festgestellt ist. Es scheint mir, daß meine Präparate eine Entscheidung dieser Frage liefern können.

Oberhalb der Basalmembran (*Bm*) sehe ich unregelmäßig gestaltete Hohlräume, die in einigen Zellen fast gar kein (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 2, Abb. 12, *Bz*), in anderen verhältnismäßig wenig Protoplasma (Taf. 3, Abb. 28, *Bz*) enthalten¹. Diese Räume befinden sich im Zusammenhang mit den großen Zellen, welche unmittelbar unter der Basalmembran liegen und welche ich als Basalzellen bezeichnen möchte. Sie stellen also die durch die Basalmembran in die Retina eingedrungenen Teile dieser Zellen dar. Nicht selten sieht man, wie mit der Zelle zusammen auch der in ihr eingeschlossene Riesenkern in die Retina hineinschlüpft (Taf. 3, Abb. 28). Am besten sind diese Verhältnisse aus den beigegebenen Abb. 5 und 6 zu ersehen². Die Abb. 5 zeigt, wie bei *Pieris*

¹ Ähnliche Bilder hat auch JOHNS (1911) beobachtet, konnte sie jedoch nicht richtig beurteilen.

² Die Konturen dieser und der weiteren Abbildungen sind, ebenso wie die Tafelabbildungen, mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

die mit Pigment gefüllten Basalzellen (*Bz*) durch die Löcher der Basalmembran (*Bm*) in die Retina eintreten und zwischen den Sehzellen

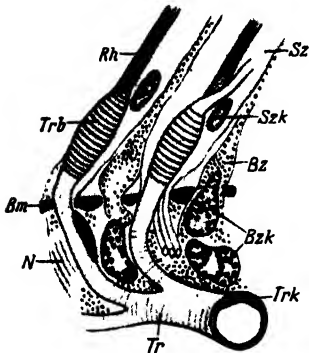


Abb. 5.

Abb. 5. Die Tracheen mit Tracheenblasen im Auge von *Pieris*. *Bm* Basalmembran, *Bz* Basalzelle, *Bzk* Basalzellkern, *N* Nervenfasern, *Rh* Rhabdom, *Sz* Sehzelle, *Szk* Sehzellkern, *Tr* Trachee, *Trb* Tracheenblase, *Trk* Kern der Tracheenwand.

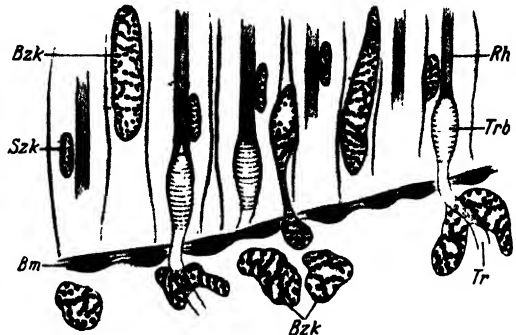


Abb. 6.

Abb. 6. Tracheenblasen und Basalzellkerne im Auge von *Pieris*. *Szk* Sinneszellkern. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 5.

(*Sz*) distalwärts ziehen. Auf der rechten Seite sieht man, wie eine solche Zelle auch ihren Kern mitschleppt. In der Mitte der Abb. 6 ist ein Zellkern abgebildet, der bei- nahe ganz in die Retina übergetreten ist; auf den beiden Seiten liegen die Riesenkern schon vollständig oberhalb der Basalmembran. Ihrer Größe nach sind sie leicht von den Sehzellkernen (*Szk*) zu unterscheiden.

Bei *Zygaena* sind die Basalzellkerne nicht so umfangreich wie bei *Pieris* und *Epinephele* und daher schwieriger von den Sehzellkernen zu unterscheiden (Abb. 7). Man kann sie jedoch zum Teil nach ihrer lappigen Gestalt, zum Teil nach ihrer Lage zwischen den Retinulis und meistens an den Umbiegungsstellen der Tracheen erkennen (Taf. 2, Abb. 18; Abb. 7, *Bzk*).

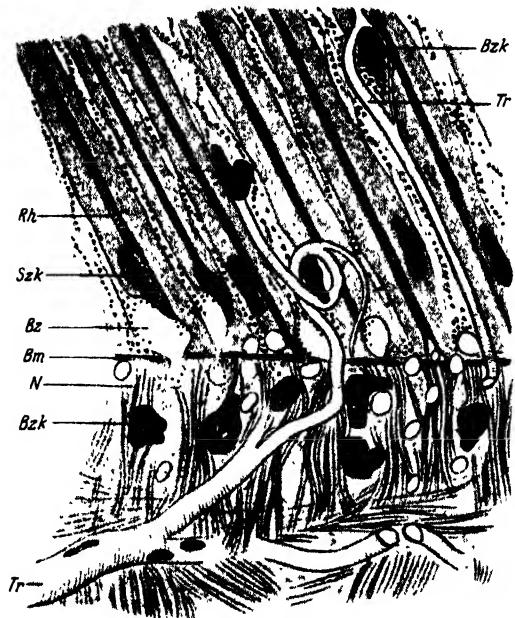


Abb. 7. Tracheen und Basalzellen im Auge von *Zygaena*. Bezeichnungen wie in den Abb. 5, 6.

Das Durchdringen der pigmentierten Basalzellkörper durch die Basalmembran ist auch bei *Zygaena* (Abb. 7, *Bz*) ganz deutlich zu sehen.

Die entsprechenden Querschnitte liefern eine gute Bestätigung der in Längsschnitten ermittelten Verhältnisse.

Man kann also sagen, daß die Rolle der Retinapigmentzellen in den von mir untersuchten Appositionsaugen die Basalzellen übernehmen, welche zu diesem Zwecke mehr oder weniger weit in die Retina hereindringen. Ich bin geneigt zu glauben, daß überhaupt die in der früheren Literatur als Retinapigmentzellkerne der Appositionsaugen beschriebenen Gebilde in Wirklichkeit teilweise die Basal- oder Sehzellkerne, teilweise die sich bis zu einem gewissen Grade kernähnlich färbenden Tracheenblasen, von welchen in dem nächsten Kapitel die Rede sein wird, darstellen.

Eine besondere Besprechung verdient hier das Proximalende des Rhabdoms von *Zygaena*. Dieses Rhabdom trifft auf seinem Wege den



Abb. 8. Die Gabelung der Rhabdome im Auge von *Zygaena*. Querschnitte.

angeschwollenen Teil einer Basalzelle (Taf. 2, Abb. 12, *Bz*), gabelt sich und umfaßt die Zelle von zwei Seiten. Diese Gabelung ist auch ganz gut in schiefen Querschnitten zu beobachten, wie es unsere Abb. 8 zeigt. In anderen Querschnitten (Taf. 2, Abb. 17) sieht man, wie die gegabelten Partien des Rhab-

doms (*Rh*, unten) sich abplattten, um auf diese Weise einen möglichst großen Teil der Basalzelle (*Bz*) zu bedecken. Die letzteren spielen hier also, abgesehen von ihrer Funktion der Retinapigmentzellen, auch die Rolle eines katoptrischen Apparates im Zusammenhang mit dem Rhabdom.

Ich verzichte hier auf eine weitere Beschreibung der Pigmentzellen, ihres meistens spärlichen Protoplasmas, der Lage und des Charakters ihrer Kerne, da dies alles auf meinen Abbildungen, die ich den Präparaten möglichst getreu wiederzugeben bemüht war, besser zu ersehen ist.

5. Die Tracheen.

Dem Studium der Tracheen von Appositionsaugen wurde bis jetzt keine genügende Aufmerksamkeit gewidmet. Manche Autoren, durch die alte LEYDIG'sche Beschreibung der fingerförmigen Tracheen beeinflusst, haben unter dem Namen der Tracheen ganz andere Gebilde dargestellt. So hat z. B. DIETRICH (1909) bei Dipteren zwischen den Ommatidien »wurstartige Tracheen« gefunden, welche »eine weitgehende Verbreitung und Ausbildung« erfahren. Diese Angabe wurde in der Arbeit HAHNS (1924) einer scharfen Kritik unterworfen. Der letztere Autor bemerkt mit vollem Recht, daß die Tracheen solchen Umfangs, daß sie etwa breiter erscheinen als die Ommatidien selbst, schon aus den Raum-

verhältnissen undenkbar seien. Andererseits hat er in seinen schlecht fixierten Präparaten dieselben Bilder beobachtet, wie sie von DIETRICH gezeichnet worden sind. Die besseren Präparate HAHNS zeigen keine wurstartigen Tracheen.

Auch in bezug auf die Tagsschmetterlinge schreibt EXNER (1891), daß die Sehstäbe bei *Pieris rapae* von den LEYDIGSchen dicken Tracheen umgeben sind. HESSE (1901) dagegen äußert die Meinung, daß die Tracheen der Tagsschmetterlinge einer Revision bedürfen. Nachher hat aber JOHNAS (1911) von neuem bei *Vanessa urticae* und *Rhodocera rhamni* Tracheen beschrieben, deren Breite etwa derselben der Retinula entspricht. Die Zahl dieser Tracheen bestimmt er, entsprechend der Zahl der Nebenzellen, als sechs. Über die Länge der Tracheen schreibt er folgendes: »Wie weit sie sich distalwärts erstrecken, konnte ich nicht erkennen, doch nehme ich an, daß sie in dieser Höhe noch eine solche Stärke aufweisen, daß sie bis an die Cornea herantreten.« Nach den Abbildungen JOHNAS' zu urteilen, sind seine Tracheen nichts anderes als die Nebenzellen mit ihrem spärlichen Protoplasma und der geringen Menge des peripherisch gelegenen Pigmentes.

Und doch sind die Appositions-
augen mit Tracheen reichlich versehen, wie es z. B. für *Zygaena* mit besonderer Deutlichkeit die beigegebene Abb. 9 zeigt, in welcher ein schiefer Schnitt durch die Region der Basalmembran (*Bm*) abgebildet ist. Unterhalb dieser Membran sieht man zwischen den Nervenstämmen (*N*) und den Basalzellen mit ihren Kernen (*Bzk*) ein dichtes Netz von Tracheen (*Tr*). An den dickeren von ihnen kann man Tracheenzellkerne

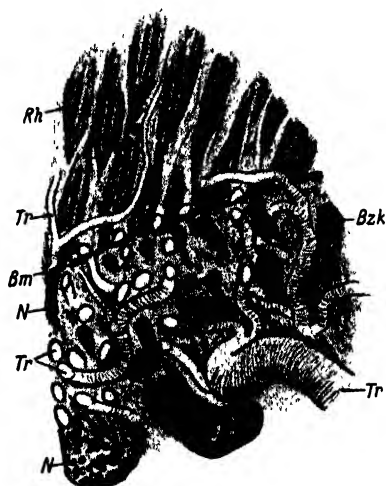


Abb. 9. Die Tracheen im Auge von *Zygaena*. Bezeichnungen wie in den Abb. 5, 6.

beobachten, die viel kleiner sind als die der Basalzellen¹. Die spirale Struktur der Tracheenwände tritt sehr deutlich an den größeren Röhren hervor und wird mit der Verminderung derselben immer undeutlicher. Man sieht, wie die feinen Tracheen die Basalmembran durchbrechen und in das Auge eintreten. In der Nähe der Membran verlaufen sie dort in verschiedenen Richtungen, weiter distalwärts ziehen sie aber vorwiegend parallel den Retinulis. Da zwischen denselben nur die feinsten, die charakteristische Spiralstreifung entbehrenden Röhrrchen verlaufen, sind sie nur in sehr gut gelungenen Schnitten zu beobachten.

¹ Die Basalzellkerne von *Zygaena* sind nicht so groß wie bei *Pieris* und *Epinephela*, und die Tracheen durchbrechen sie nicht, wie es bei beiden anderen Formen der Fall ist.

Unsere Abb. 7 zeigt ebenfalls zwei in der Retina verlaufende Tracheen, an welchen stellenweise noch spiralförmige Streifung zu sehen ist. Es ist hier bemerkenswert, wie die Tracheen sich zwischen den Retinulis umbiegen und die feinsten Zweige abgeben (in der Mitte der Zeichnung), die zuweilen in Gestalt von Collateralen (rechts oben) hervortreten. In den Umbiegungen liegen sehr oft die Basalzellen mit Kernen (*Bzk*) und Pigment. Diese Kombination der Trachee mit der Basalzelle ist auch in unserem schiefen Querschnitte durch die Retina (Taf. 2, Abb. 18, *Tr*, *Bzk*) zu sehen.

Ob die Tracheen im Auge von *Zygaena* außer der luftführenden Funktion auch irgendeine katoptrische Rolle spielen, ist schwer zu sagen. Es scheint mir, daß sie für eine solche Rolle nicht regelmäßig genug angeordnet sind.

In den beiden anderen Appositionsaugen finde ich dagegen die Tracheenteile, denen diese Rolle ohne Zweifel zukommt.

Schon bei den schwächeren Immersionsvergrößerungen bemerkt man in der nächsten Nähe der Basalmembran eigentümliche Körperchen (Taf. 1, Abb. 1, Taf. 3, Abb. 28, *Trb*), die sich sehr intensiv und den Zellkernen ähnlich färben. Ich bin der Ansicht, daß sie in der früheren Literatur tatsächlich als Retinapigmentzellen beschrieben wurden. Nur BUGNION und POPOFF haben sie bei *Vanessa* für Tracheenteile anerkannt, aber recht ungenau dargestellt. Bei stärkeren Vergrößerungen (Abb. 5, 6) sieht man, wie die feinen Tracheenäste, nachdem sie durch die Basalmembran (*Bm*) in das Auge eingetreten sind, länglich-ovale Erweiterungen (*Trb*) bilden, an welchen die spiralförmige Struktur überaus deutlich hervortritt und eine Farbähnlichkeit mit den Kernen verursacht. Diese Tracheenblasen¹ sind regelmäßig unter den Rhabdomen (*Rh*) angeordnet, so daß jede Blase als Unterlage für das entsprechende Rhabdom dient. Ihre Längsachse fällt immer mit der Rhabdomachse überein.

An der Berührungsstelle mit dem proximalen Rhabdomende bei *Pieris* gabelt sich die Trachee, und ihre beiden Zweige laufen distalwärts zwischen den Sehzellen (Taf. 1, Abb. 9). Eine ähnliche Gabelung erfährt auch das Rhabdom (Abb. 5, 6, Taf. 1, Abb. 10, *Rh*); seine Gabelstücke orientieren sich kreuzartig zu den Tracheenzweigen und richten sich proximalwärts. Dadurch soll es zwischen dem Rhab-

¹ Ich möchte schon hier bemerken, daß meine Tracheenblasen mit den von CARRIÈRE und ZIMMER irrtümlicherweise im Ephemeridenauge angegebenen blasigen Tracheenaufreibungen (wovon ich weiter bei der Schilderung der Tracheen im Superpositionsauge spreche) nichts gemeinsam haben.

dom und der Tracheenblase zur Bildung einer sattelartigen Fläche kommen. Diese Gabelung der Trachee kann man auch auf Querschnitten (Taf. 1, Abb. 6, 7, 8, *Trb*) verfolgen. Dabei sieht man in den mit Boraxcarmin-MALLORY behandelten Präparaten, daß die dunkelblaue Scheidewand, wie die Tracheenwand im allgemeinen, beiderseits von dicken rot gefärbten Platten verstärkt wird. In einem nur nach MALLORY gefärbten Längsschnitt konnte ich mich überzeugen, daß auch diese roten Platten eine spiralige Struktur haben (Taf. 1, Abb. 11, *Trb*). Die verschiedenen Kombinationen der blauen Tracheenwand mit der roten Platte bei Ansichten von verschiedenen Seiten rufen die Mannigfaltigkeit der Bilder hervor, wie es auf Taf. 1, Abb. 9, 10, 11 zu ersehen ist. Die mit Eisenhämatoxylin bearbeiteten Längsschnitte bestätigen ebenfalls unsere Auffassung. Die Abb. 10A zeigt eine Tracheenblase in der der Scheidewand senkrechten Ebene. In der Mitte unter dem Rhabdom (*Rh*) verläuft die dunkle Linie der (auf Taf. 1, Abb. 6—8 blauen) Scheidewand. Beiderseits gehen von ihr dunkle Linien der Plattenspirale ab, welche weiter nach rechts und links in die helleren Linien der Spirale der äußeren Tracheenwand übergehen. Nach oben ziehen die zwei Tracheenäste. Die Abb. 10B zeigt dasselbe Gebilde etwa um 90° gedreht. Fast die ganze Breite des Bildes (auf Taf. 1, Abb. 11 genau die ganze) besetzt die dunkle Plattenspirale, auf deren linken Seite die Tracheenwand und auf deren rechten das Gabelstück des Rhabdoms zu sehen sind.

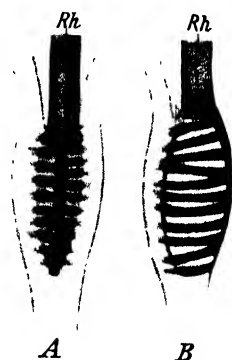


Abb. 10. Die Tracheenblasen im Auge von *Procris*. HEIDENHAIN-Eosin.
Rh Rhabdom.

In Querschnitten kann man auch den weiteren Verlauf der Tracheenäste in der Retina verfolgen. In jedem der zwei Äste bildet sich eine dünne Scheidewand (Taf. 1, Abb. 7, *Tr* unten), was zur Bildung eines Paares von ganz feinen Ästchen (Taf. 1, Abb. 7, *Tr* oben) führt. Diese Tracheenästchen sind in einigen Retinulis ziemlich weit, bis zur Region der distalen Sehzellkerne zu verfolgen (Taf. 1, Abb. 4, *Tr*). In anderen Teilen des Auges reichen sie nicht so weit, und auf der Höhe der proximalen Sehzellkerne (Taf. 1, Abb. 5 oben) findet man keine Tracheenquerschnitte mehr.

Die Tracheenblasen von *Epinephele* sind noch komplizierter gebaut. Die beigegegebene Abb. 11 zeigt drei Querschnitte durch eine Trachee: in *A* durchbricht die Trachee den Basalzellkern, in *B* breitet sie sich etwas aus und bekommt eine dicke Scheidewand, in *C* wird sie

schon in vier Ästchen geteilt durch Bildung einer zweiten, die erste unter rechtem Winkel durchkreuzenden Scheidewand. Hier entspringen also von der Tracheenblase unmittelbar vier Tracheenästchen, welche in der Retinula distalwärts laufen. In diesen Retinulis kann ich jedoch die Tracheen nicht so weit wie bei *Pieris* verfolgen und bekomme den Eindruck, daß sie bei *Epinephele* viel kürzer seien. Das Durchtreten der Tracheen durch die Basalzellkerne ist in verschiedenen Richtungen auf Taf. 3, Abb. 31, die Querschnitte durch die Tracheenblasen sind auf Taf. 3, Abb. 30 abgebildet. Man sieht hier ganz deutlich, wie die Tracheenblasen (*Trb*) von acht Sehzellen (*Sz*) bzw. Nervenfasern (*N*) umgeben sind. Die Taf. 3, Abb. 28 zeigt dieselben Verhältnisse in einem Längsschnitt. Das Rhabdom (*Rh*) stößt auch bei *Epinephele* mit seinem proximalen Ende gegen die Tracheenblase (*Trb*), mit der es stets in einer Achse liegt.

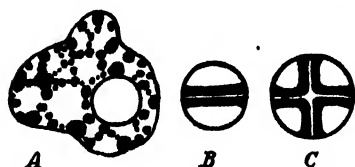


Abb. 11. Drei nacheinander folgende Querschnitte durch die Trachee und Tracheenblase im Auge von *Epinephele*. HEIDENHAIN-Eosin. A die Trachee durchbohrt den Basalzellkern, B Teilung der Tracheenblase in zwei, C in vier Tracheenäste.

Wenn man daher einen Flächenschnitt durch die Lage der Basalzellen mit ihren Riesenkernen betrachtet, so wird man überrascht von einer überaus regelmäßigen Anordnung dieser Kerne, welche an die Regelmäßigkeit der Facetten erinnert.

Meine Beobachtungen über die Tracheenblasen legen mir den Gedanken nahe, daß sie als katoptrische Apparate funktionieren, indem sie die Lichtstrahlen, die bis zum proximalen Rhabdom-

ende gelangen, nicht in das Ganglion opticum durchlassen, sondern ins Rhabdom zurück bzw. in die Sehzellen reflektieren. Bei *Zygaena*, welcher die Tracheenblasen fehlen, kann die katoptrische Rolle bis zu einem gewissen Grade von denjenigen Teilen der Basalzellen, welche oberhalb der Basalmembran und unter den proximalen Rhabdomenden liegen, erfüllt werden. Diese Rolle besteht hier wahrscheinlich weniger im Reflektieren als im Absorbieren der überflüssigen Lichtstrahlen mit Hilfe des in Basalzellen vorhandenen Pigments.

IV. Die Superpositionsäugen.

Den Superpositionsäugen wurde in der bisherigen Literatur mehr Aufmerksamkeit gewidmet als den Appositionsäugen. So hat GRENAOCHER (1879) nur die Superpositionsäugen abgebildet. Dasselbe macht auch CARRIÈRE (1885), indem er schreibt: »Während die Tagfalter wegen der Kleinheit ihrer Kristallkegel und anderer Verhältnisse einen schwierigen Gegenstand für die Untersuchung abgeben, bieten die Nachtschmetterlinge für dieselbe ein weit günstigeres Feld.« HESSE (1901) untersucht ausschließlich die Nachtfalter. JOHNS

(1911) berücksichtigt gleichmäßig die beiden Augenarten. Die Arbeit von BUNION und POROFF (1914) ist wieder vorwiegend den Superpositionsaugen gewidmet. Das alles erlaubt mir, meine Schilderung dieser Augen möglichst kurz zu fassen.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Superpositionsaugen eine im Vergleich mit den Appositionsaugen höhere Entwicklungsstufe darstellen (Abb. 2). Ihre Retinulae sind differenziert und bestehen aus einem distalen Teile, den fadenartig ausgezogenen Sehzellen mit kerntragenden Anschwellungen und aus einem proximalen spindelförmig verdickten Rhabdomteile, welcher also vom Kristallkegel entfernt ist und infolgedessen die Lichtstrahlen von einigen benachbarten Kristallkegeln aufnehmen kann (Superpositionsbild). In ihrem Bau zeigt eine solche Retinula eine Analogie mit den Sehzellen der Seitenaugen von Vertebraten. In beiden Fällen gelangt der Lichtstrahl zuerst an einen fadenförmigen Sehzellenteil mit Kernanschwellung und erst nachher an einen dickeren Receptionsapparat. Bei Wirbeltieren sind es Stäbchen bzw. Zapfen, bei Nachtfaltern spindelförmige Rhabdomteile, deren Funktion, wie wir sehen werden, mit der von Stäbchen und Zapfen übereinstimmt. Der Unterschied besteht nur darin, daß bei Vertebraten der Nerv vom fadenartigen Teile der Sehzelle (invertiertes Auge), bei Nachtschmetterlingen dagegen vom verdickten Rhabdomende (vertiertes Auge) entspringt.

Außerdem muß man bemerken, daß die Retina des Superpositionsauges sich von der des Appositionsauges durch ihre gleichmäßige Dicke unterscheidet. Sämtliche Retinulae besitzen hier die gleiche Länge, so daß man keinen Hinweis auf die Beschaffenheit der Doppelaugen finden kann.

1. Die Cornea.

Obwohl wie gesagt das Superpositionsauge im allgemeinen einen höheren Differenzierungsgrad zeigt, ist seine Hornhaut einfacher gebaut als die des Appositionsauges. Man kann in ihr nur zwei Chitinschichten unterscheiden (Taf. 4, Abb. 46, C), die zuweilen allmählich ineinander übergehen (Taf. 4, Abb. 42) und den Eindruck einer einheitlichen Schicht geben (Taf. 3, Abb. 33). Die Lamellenstruktur beobachtet man auch hier, obgleich nicht so deutlich wie in der Hauptlage der Cornea von Appositionsaugen.

In den Fällen, wo die äußere Lage von der übrigen Cornea sich mehr oder weniger scharf abgrenzt, unterscheidet sie sich auch durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen. Bei *Timandra* (Taf. 4, Abb. 46) sieht man, wie in Appositionsaugen, stark lichtbrechende, cylinderförmige Auswüchse der äußeren Lage, welche in die Hauptlage eindringen. Die Facetten werden auf diese Weise von stärker lichtbrechenden Cylindern umhüllt und so voneinander scharf abgegrenzt. Das Pigment aber, welches in solchen Auswüchsen der Appositionsaugen vorkommt, fehlt hier vollständig. Die Außenlage färbt sich nach MALLORY rot, die Hauptlage dunkelblau. Von einer inneren,

dem Processus corneae entsprechenden Lage konnte ich in Superpositionsaugen keine Spur nachweisen.

Die Hauptpigmentzellen (Taf. 3, Abb. 33, Pz_1) befinden sich in einer so innigen Berührung mit der Hornhaut, daß der von HESSE ausgesprochene und von einigen anderen Autoren bestätigte Gedanke von der corneagenen Funktion dieser Zellen auch für meine Objekte angenommen werden kann.

Dem von JOHNAS (1911) während seiner Untersuchungen gewonnenen Eindrucke, »daß die Vorwölbung der einzelnen Corneafacetten bei den eigentlichen Nachtfaltern sowie den Schmetterlingen mit einem typischen Dunkelauge bedeutend intensiver ausgeprägt ist als bei den Tagfaltern«, kann ich nicht beistimmen. Wenn man z. B. die Corneakongevitäten in meinen Abb. 25 und 33 auf Taf. 3 vergleicht, so wird man kaum imstande sein zu behaupten, daß die Facetten des Nachtfalters *Hadena* (Taf. 3, Abb. 33) stärker vorgewölbt seien als die des Tagschmetterlings *Epinephele* (Taf. 3, Abb. 25). Für einige andere Insektenaugen scheint die Beobachtung JOHNAS' ebenfalls nicht zutreffend zu sein. So beschreiben z. B. BUGNION und POPOFF (1914) die Cornea von einem Nachtkäfer — *Oryctes rhinoceros* —, welche ein typisches Superpositionsauge bedeckt, deren Außenfläche jedoch vollständig eben ist. Nur an ihrer Innenfläche erheben sich gegen die Kristallkörper schwache Vorwölbungen der Facetten.

Der einfachere Bau der Cornea von Superpositionsaugen und das Fehlen des Pigmentes in derselben werden, wie es weiter unten gezeigt wird, durch die mächtige Entwicklung der Kristallkegel einerseits und durch den verhältnismäßigen Pigmentreichtum der Hauptpigmentzellen andererseits kompensiert.

2. Die Kristallkegel.

Die Länge der Kristallkegel in Appositionsaugen entspricht etwa der Dicke der Hornhaut. In Superpositionsaugen hingegen übertrifft sie die Corneadiecke drei- bis viermal. Schon daraus ist es ersichtlich, daß im Prozesse des Strahlensammelns die Hauptrolle im Superpositionsauge den Kristallkegeln gehört. Andererseits aber unterscheiden sich die Kegel dieses Auges durch ihre stärkere Lichtbrechung. In Abb. 43, Taf. 4 habe ich versucht, den Eindruck dieser Lichtbrechung, wie man ihn beim mikroskopischen Studium bekommt, wiederzugeben. Der große Brechungsindex steht wohl im Zusammenhang mit einer festeren Beschaffenheit des Kristallkegels. Man sieht nämlich weder in Längs- (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, 46, K) noch in Querschnitten durch

die Kristallkegel (Taf. 4, Abb. 43, *K*) irgendeine Struktur, die als Produkt der Coagulation einer flüssigeren Masse aufgefaßt werden könnte, wie wir es bei der Beschreibung der Appositionsaugen gesehen haben. Die Substanz der Kristallkegel von Nachtschmetterlingen ist ganz homogen und färbt sich ebenso intensiv rot wie die stärker lichtbrechende Lage der Hornhaut. Nur die peripheren Teile dieser Substanz erscheinen auf meinen nach MALLORY behandelten Schnitten dunkelblau. Sie sind schwächer lichtbrechend, was in vollem Einklang mit der Theorie EXNERS steht.

Nach dieser ist der Bau des dioptrischen Apparates im Komplexauge der eines Linsencylinders. Ein solcher Cylinder hat den maximalen Brechungsindex in seiner mittleren Längsachse. Die von dieser Achse peripheriewärts liegenden Schichten werden allmählich schwächer lichtbrechend. Dadurch erleidet der von innen schief auf diese Schichten einfallende Lichtstrahl eine totale Reflexion und wird im Kristallkegel aufbewahrt, so daß »die sämtlichen Hauptstrahlen nach dem Austritt aus dem Kegel parallel der Achse verlaufen«.

Dieser Angabe EXNERS möchte ich in bezug auf die Schmetterlingsaugen folgendes hinzufügen. Die Zahl der Substanzlagen mit sich stufenweise diminuierendem Brechungsvermögen scheint in meinen Objekten nicht groß zu sein. Auf dem Wege der Farbreaktionen konnte ich, wie gesagt, nur zwei solche Lagen konstatieren. Der Effekt der totalen Reflexion wird aber hier dadurch verstärkt, daß der Kristallkegel von einer dünnen Lage des schwach lichtbrechenden Protoplasmas, dem sogenannten Alveolarsaume BÜTSCHLIS, umgeben wird (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, 43, 46).

Über die nächste Umgebung der Kristallkegel von Lepidopteren schreibt JOHNAS (1911), daß diese Kegel »von einer zarten Hülle umgeben sind, die gleichfalls von den SEMPERSchen Kernen ausgeschieden wird«. Abgesehen davon, daß auch die Kristallkegel nicht von Kernen, sondern von den dieselben tragenden Zellen, d. h. Kristallkegelzellen, geliefert werden, möchte ich darauf hinweisen, daß JOHNAS, indem er von einer besonderen Kristallkegelhülle spricht, die Fehler von manchen älteren Autoren wiederholt. JÖRSCHKE (1914) hat schon in bezug auf die Termiten gezeigt, daß »die sogenannte Kristallkegelhülle oder -scheide der Autoren nichts anderes als die periphere Wandung der vier Kristallzellen ist«. Dasselbe gilt auch von Lepidopteren. In meinen Längsschnitten durch die Augen der Nachtfalter (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, 46) sieht man ganz deutlich, daß der Kristallkegel im Inneren einer Zellengruppe liegt, welche an den Seiten zu einer sehr dünnen Protoplasmalage (dem obenerwähnten Alveolarsaum) reduziert wird, distal eine dickere Lage mit den SEMPERSchen Kernen

bildet und proximal in der Gestalt eines protoplasmareichen Kegels (*Kz*) in die Retinula eintritt (Taf. 3, Abb. 33). Den feinen fadenförmigen Fortsatz dieser Zellengruppe kann man auf eine gewisse Strecke zwischen den Retinulazellen verfolgen. Ich bin jedoch nicht imstande, Bescheid zu sagen, wie weit sich dieser Fortsatz erstreckt. Aus der Tatsache, daß die Rhabdome auf Querschnitten (Taf. 3, Abb. 34, 35, *Rh*) winzige helle Kreisehen zeigen, in welchen ich zuweilen auch ein dunkles Pünktchen zu sehen glaube, möchte ich schließen, daß die Behauptung BUGNIONS und POPOFFS (1914) über das Erstrecken des genannten Fortsatzes bis zur Basalmembran (oder, wie ich lieber annehmen würde, ungefähr bis zu dieser Membran) nicht unbegründet sei.

Die Festigkeit der Kristallkegel findet ihren Ausdruck auch darin, daß die einzelnen Kegelsegmente so dicht aneinander liegen, daß die Grenzen zwischen ihnen oft überhaupt unsichtbar (Taf. 3, Abb. 33,

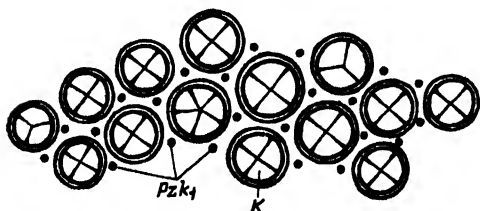


Abb. 12. Querschnitte durch die Kristallkegel von *Timandra*. *K* Kristallkegel, *Pzk1* Kerne der Hauptpigmentzellen.

Taf. 4, Abb. 43, *K*) oder nur schwach angedeutet (Taf. 4, Abb. 42, *K*) sind. Nur bei *Timandra* (Taf. 4, Abb. 46) erscheinen sie ganz deutlich.

Die Kristallkegel dieses letzteren Falters sind noch in einer anderen Hinsicht bemerkenswert. Im Gegensatz zu manchen

anderen Augen, deren Kristallkegel regelmäßig aus vier Segmenten bestehen, trifft man im Auge von *Timandra* (Abb. 12) nicht selten auch drei- und fünfteilige Kristallkegel, und dementsprechend variiert die Zahl der Kristallkegelzellen und der SEMPERSchen Kerne zwischen drei und fünf.

So sehen wir also, daß das in einem der früheren Kapitel angeführte Schema ZIMMERMANNs: zwei Hauptpigmentzellen, vier Kristallkegelzellen und acht Retinulazellen, in bezug auf die zwei letztgenannten Glieder sich als ungenau erwiesen hat.

Zum Schluß meiner morphologischen Betrachtung des dioptrischen Apparates (der Cornea und des Kristallkegels) des Facettenauges will ich mit einigen Worten auf die physiologische Bedeutung dieses Apparates eingehen.

v. HESS (1919) schreibt über ihn folgendes: »Er dient erstens der Sammlung der für dieses Auge direkt sichtbaren Strahlen, zweitens der Umwandlung der für es unsichtbaren Strahlen durch Fluoreszenz in solche von größerer Wellenlänge, die für es sichtbar sind, drittens einer beträchtlichen Erweiterung des

Gesichtsfeldes vermöge der von tangential auffallenden Strahlen erzeugten Fluoreszenz, viertens durch Absorption der kurzwelligen Strahlen dem Schutze der nervösen Sehsubstanz des Auges vor diesen.«

Im Gegensatz zur Meinung v. HESS' über die Möglichkeit der Umwandlung der unsichtbaren Strahlen in sichtbare im Auge steht die Äußerung des Spezialisten J. AMANN, welcher auf die entsprechende Anfrage von BUGNION und POPOFF (1914) folgendermaßen geantwortet hat: »L'explication proposée (transformation par l'oeil de l'Insecte de certains rayons obscurs en rayons lumineux) me paraît très peu probable. Ces rayons obscurs devraient appartenir soit à l'infra-rouge, soit à l'ultra-violet du spectre. Or la quantité d'énergie nécessaire pour rendre lumineux les rayons infra-rouges (thermiques) devait être très considérable . . . Les rayons obscurs ultra-violet ne peuvent guère entrer en considération, étant donnée la pauvreté de la plupart de nos sources lumineuses en ces rayons.«

MERKER (1929), der neuerdings den Einfluß von ultravioletttem Licht auf das Auge des Insekten recht gründlich untersucht hat, kommt zu Schlüssen, welche denjenigen von AMANN ziemlich nahe stehen. Er hat nämlich experimentell festgestellt, daß das ultraviolette Licht nicht nur die Cornea und die Kristallkegel bestrahlt, sondern auch in das Innere des Auges eindringt, wo es die Fluoreszenz der Sehzellen und die Pigmentwanderung verursacht. »Die Augenbestandteile«, schreibt er, »gehören eben nicht zu den Körpern, die alles oder das meiste der durch sie hindurchtretenden ultravioletten Strahlen in Fluoreszenzlicht verwandeln, wie v. HESS vermutete. Aber bei genügender Stärke (Chininlicht) kann es sogar auf die Pigmentbewegung wirken. Das entspricht den Vorstellungen von v. HESS.« Diese im Laboratorium festgestellten Tatsachen sind jedoch für das normale Insektenleben von einer geringen Bedeutung. Die Fluoreszenz spielt »in freier Natur keine große Rolle. Am Tage sieht man sie nicht, weil sie im Tageslicht übertönt wird. In der Dämmerung erkennt man sie nicht, weil eben auch das Fluoreszenzlicht zunehmend schwächer wird und auch dann übertönt bleibt.«

Praktisch bleibt also von vier Kategorien von v. HESS nur die Sammlung der sichtbaren Strahlen als wesentliche Funktion der Cornea und des Kristallkegels bestehen.

3. Die Retinulae.

Es wird in der Literatur angegeben (BUGNION und POPOFF), daß die Augen der Nachtinsekten eine dickere Retina besitzen als die Taginsekten. Ich war nicht imstande, genaue statistische Untersuchungen darüber durchzuführen. Einige Messungen aber, die ich gemacht habe, geben folgende Mittelwerte in Mikronen (s. S. 38):

Die Berechnung der Größe des von den obengenannten Autoren abgebildeten Superpositionsauges von *Deilephila* hat mir für die Dicke dieses Auges sogar 840 μ ergeben.

Man kann daraus schließen, daß die Superpositionsaugen im allgemeinen eine bedeutendere Dicke besitzen, mit Ausnahme von kleinen

Formen wie *Timandra*, deren Retina noch dünner ist als die der Tagfalter.

	Die Dicke des ganzen Auges	Die Länge des Kristallkegels	Die Länge des Rhabdoms
A. Superpositionsaugen:			
a) <i>Hadena</i>	540	60	150
b) <i>Agrotis</i>	480	55	140
c) <i>Timandra</i>	240	35	65
B. Appositionsaugen:			
a) <i>Zygaena</i>	340	40	260
b) <i>Pieris</i>	325	35	240
c) <i>Epinephele</i>	300	35	235

Was aber die Rhabdome anbetrifft und diejenigen Teile der Sehzellen, welche sich mit ihnen im nächsten Zusammenhang befinden, so ist die Länge dieser Gebilde im Appositionsauge viel größer als in den an und für sich längeren Ommen des Superpositionsauges. Die Länge der letzteren hängt nicht von den Rhabdomen ab, sondern von der Bildung fadenförmiger Retinulaabschnitte, welche zusammen mit den nach der Auswanderung des Pigmentes durchsichtigen Nebenzellen einen glaskörperähnlichen Raum bilden. Durch diesen Raum können eben die Lichtstrahlen von einem Kristallkegel an die rhabdomtragenden Retinulateile der benachbarten Ommen gelangen (EXNER 1891).

a) Die fadenartigen Retinulateile.

Schon oben bei der Besprechung der Appositionsaugen haben wir darauf hingewiesen, daß der Versuch einiger Autoren, die Zahl der Sehzellen in einer Retinula des Komplexauges auf acht zurückzuführen, für einen mißlungenen gehalten werden muß. Das Zählen der Kerne in den Retinulis der Nachtschmetterlinge führt mich zu dem Ergebnis, daß die Menge der Sehzellen in einem Ommatidium sogar die von JOHNS (1911) angegebene Zahl (zehn) übertreffen kann. Bei *Hadena* finde ich nur sieben, bei *Agrotis* zehn, bei *Timandra* dagegen bis zu zwölf Retinulazellkerne.

Auch die Lage dieser Kerne ist sehr mannigfaltig. Aus den Beschreibungen der früheren Autoren wissen wir z. B., daß bei *Deilephila*, *Saturnia*, *Macroglossa* die Sehzellkerne im distalen Teile der rhabdomtragenden Retinulaanschwellung liegen. Die fadenartige Retinulapartie ist dort also kernfrei. Bei anderen Formen bilden sich in dieser Partie besondere kerntragende Anschwellungen. Die letzteren befinden sich

bei *Agrotis* (Taf. 4, Abb. 42, *Szk*) etwa in der Mitte des fadenartigen Retinulateils; bei *Hadena* (Taf. 3, Abb. 33, *Szk*) sind sie mehr distalwärts verschoben, und bei *Timandra* (Taf. 4, Abb. 46, *Szk*) liegen sie am distalen Retinulaende, unmittelbar an den Kristallkegelzellen. Man beobachtet außerdem, wie zuweilen ein bzw. einige Kerne sich von den übrigen abtrennen und an einer anderen Stelle der Retinula (Taf. 3, Abb. 33), sogar am entgegengesetzten Ende des fadenartigen Teiles derselben (Taf. 4, Abb. 46) Platz finden.

Die Sehzellkerne der sämtlichen von mir untersuchten Nachtfalter besitzen einen eigenartigen Bau, auf welchen schon HESSE (1901, Fig. 81) aufmerksam gemacht hat. Das Chromatin dieser Kerne ist nicht wie gewöhnlich im ganzen Kernraum zerstreut. Seine Körnchen sammeln sich vielmehr in der Mitte des Kernes, wo sie ein dichtes Klümpchen bilden (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, 45, 46, *Szk*). Mit den stärksten Vergrößerungen ist es möglich, in einem solchen Klümpchen einzelne Körnchen zu unterscheiden (Taf. 2, Abb. 24, *Szk*). Außerdem aber sieht man hier, daß die Lininsubstanz des Kernes in der Gestalt von radiären Fädchen zwischen dem Chromatinklümpchen und der Kernmembran ausgespannt ist. Dadurch entsteht eine klar ausgedrückte Analogie dieser intranuclearen Struktur mit dem Bau der das Rhabdom umgebenden protoplasmatischen Schaltzone (Taf. 2, Abb. 23).

Das Protoplasma der Kernanschwellungen ist, ebenso wie das der Sehzellen von Appositionsaugen, mit dem Vacuum-Chondriomapparat versehen (Taf. 2, Abb. 24, *V, Ch*), welcher in den mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitten recht deutlich hervortritt. Das Pigment fehlt auch den Sehzellen von Superpositionsaugen.

Die distalen Retinulaenden umfassen bei einigen Formen trichterartig die proximalen Teile der Kristallkegelzellen (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 46).

b) Die rhabdomtragenden Retinulateile.

Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, daß der proximale Teil der Retinula (etwa ein Viertel bis ein Drittel derselben) sich zu einem spindelförmigen Gebilde erweitert, in welchem das Rhabdom seinen Sitz hat (Taf. 3, Abb. 33 unten, 41, Taf. 4, Abb. 46).

Das Rhabdom ist im Superpositionsauge so stark entwickelt, daß von den eigentlichen Sehzellen verhältnismäßig wenig übrigbleibt. Von früheren Autoren wurden diese Zellen kaum berücksichtigt. Nur das distale Ende der Spindel ist reich an Protoplasma (Taf. 3, Abb. 41). An diesem Ende findet man bei geeigneter Färbung reichliche Chondrio-

somen, obgleich diese auch den übrigen Partien der spindelförmigen Anschwellung nicht fehlen. Das Protoplasma erscheint am distalen Ende körnig, zwischen den Rhabdomeren dagegen quergestreift (Taf. 3, Abb. 41). Diese Streifung erinnert bis zu einem gewissen Grade an den Alveolarsaum oder an die Schaltzone von Appositionsaugen. Sie unterscheidet sich aber von den letztgenannten Gebilden dadurch, daß sie nicht nur um das Rhabdom eine dünne Zone bildet, sondern sich durch

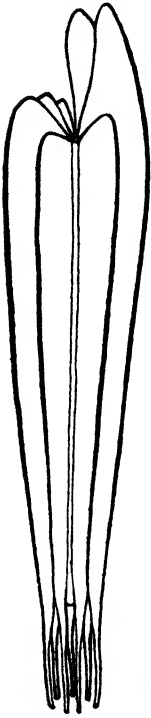


Abb. 13. Rekonstruktion des Rhabdoms von einem Superpositionsauge.

die ganze Dicke der Sehzelle erstreckt. Diese auch auf gut gelungenen Schnitten sichtbare Querstreifung wird besonders auffallend nach einer schlechteren Fixation des Materials. In diesem Falle zerreißt das Protoplasma in der Richtung der Streifung und erhält einen grob geschichteten Bau. Distalwärts geht das Protoplasma der Spindel in den fadenartigen Retinulateil, proximalwärts in die Nervenfasern (Taf. 3, Abb. 41, *N*) über. Man kann die letzteren auch auf Querschnitten verfolgen, wo sie oberhalb der Basalmembran zwischen den Tracheen (Taf. 3, Abb. 36) und zwischen den Basalzellen (Taf. 3, Abb. 37) verlaufen, auf dem Niveau der Membran die Tracheen umgeben (Taf. 3, Abb. 38) und unterhalb der Membran zuerst zwischen den Basalzellen (Taf. 3, Abb. 39) und weiter in der Gestalt von Bündeln (jedes aus sieben Fasern bestehend, Taf. 3, Abb. 40) zu sehen sind.

Dem Bau der Rhabdome wurde in der bisherigen Literatur ebenfalls nicht genug Aufmerksamkeit gewidmet. Es ist nämlich sehr schwer, diese komplizierten Gebilde auf Längsschnitten zu studieren. Die Untersuchung von Querschnitten führte die Autoren zur Anerkennung eines Polymorphismus im Bau der Rhabdome von Nachtfaltern. Man hat rosetten-

förmige, radförmige, aus vereinzelt, kreisförmig angeordneten Elementen bestehende und unregelmäßige Querschnitte beschrieben.

Alle diese Bilder, abgesehen von unregelmäßigen, die wohl durch mangelhafte Technik entstehen, kann man zu einer Einheit bringen, wenn man eine plastische Rekonstruktion des Rhabdoms auf Grund sowohl der Quer- als auch der Längsschnitte ausführt. Eine solche Rekonstruktion ist in meiner Abb. 13 dargestellt. Man sieht darauf sieben lange Blätter, die von einem centralen Röhrchen radiär entspringen. Diese Blätter sind cuticulär und liegen an den Grenzen der Sehzellen

als Produkte der Ausscheidung oder der Umbildung des Cytoplasmas. Am distalen Ende der Spindel werden zuerst nur zwei solche Blätter gebildet, was man auf Querschnitten ganz deutlich verfolgen kann (Taf. 3, Abb. 34). Und zwar beginnt jedes Blatt, sich als eine allmähliche Verstärkung der Zellgrenze zu bilden. Proximalwärts wird diese dunkelfärbbare Grenzlinie immer dicker und verwandelt sich schließlich zu einem Rhabdomblatt, dessen Querschnitt eine spindelförmige Gestalt hat. In Taf. 3, Abb. 34 sieht man auch die feinen Anfangsteile der Blätter (der Platten). Weiter proximalwärts erscheinen an der den beiden ersteren Blättern entgegengesetzten Seite der Retinula noch zwei weitere Blätter (Taf. 3, Abb. 34 unten, Abb. 13). Noch etwas weiter sieht man schon den vollen Komplex der Rhabdomblätter (Taf. 3, Abb. 35, *Rh*), von welchen zwei gewöhnlich sich vom centralen Röhrchen lostrennen und distalwärts entweder in der Gestalt von zwei Stäbchen verlaufen oder sich zu einem auf Querschnitten halbmondförmig aussehenden Gebilde vereinigen. Jedes Blatt wird als Grenzsaum von zwei benachbarten Sehzellen geliefert, doch ist die Verschmelzung der beiden Säume so fest, daß ich die Grenze zwischen ihnen nur stellenweise und undeutlich sehen kann. Jedes Blatt besteht also aus zwei Rhabdomerenhälften. Am proximalen Rhabdomende erweitert sich der centrale Kanal, die Blätter verengern sich und gehen in Form von Stäbchen auseinander (Abb. 13). Dann bekommt man in Querschnitten (Taf. 3, Abb. 36) das Bild von vereinzelt Rhabdom-elementen. Es kann aber auch sein, daß diese Elemente sich zu einem Cylinder verschmelzen, und so entstehen in Querschnitten die radähnlichen Formen. Eine solche Analyse der Gestalt des Rhabdomes erscheint möglich in bezug auf solche Augen (z. B. von *Hadena*), deren Retinulae nur je aus wenigen (sieben) Zellen bestehen. Bei einer größeren Zahl der Retinulazellen wird die Analyse wegen der überaus geringen Größe der Objekte bedeutend erschwert.

Was die feinere Struktur der Rhabdome anbetrifft, so finden wir darüber nur bei HESSE (1901) einige Angaben, die jedoch miteinander nicht gut übereinstimmen. Bei *Sphinx ligustri*, schreibt er, »müssen wir an geschichtete Plättchen denken, die wahrscheinlich jedes einzelne durch Verschmelzung einer Anzahl von Stiftchen entstanden sind« . . . »Wahrscheinlich stehen die Fibrillen mit den Plättchen des Rhabdomers in Verbindung«¹. Bei *Plusia* vermochte

¹ Die sich auf *Sphinx ligustri* beziehenden Abbildungen harmonieren bei HESSE insofern schlecht miteinander, als auf Fig. 76 b das Rhabdom, auf Fig. 77 a dagegen das Zellplasma dunkler aussieht. Diese Bilder bestätigen meine oben angeführte Angabe über die Querstreifung des Protoplasmas. Das dunkle quergestreifte Gebilde auf Fig. 76 b soll nämlich nicht das Rhabdom, sondern das Zellplasma sein.

HESSE bei der Kleinheit der Rhabdomere »nicht entscheiden, ob hier ein Stiftchensaum vorliegt«. In den acht Rhabdomteilen von *Macroglossa* schließlich »sieht man keinerlei Differenzierung zwischen Zellkörper und Rhabdomer, auch keinerlei Querstreifung, vielmehr eine deutliche Längsstreifung«. HESSE spricht die Vermutung aus, daß diese Streifung durch die Neurofibrillen hervorgerufen wird, die hier ihrer ganzen Länge nach eine lichtrezipierende Funktion erfüllen. Beim Vergleichen der HESSESchen Fig. 81, auf welcher diese Längsstreifung abgebildet ist, mit meinen Präparaten, gelange ich zur Auffassung, daß sie von den der Retinula unmittelbar anliegenden Tracheen abhängt, denen HESSE bei seiner Forschung verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat.

Die späteren Untersucher der Augen von Nachtfaltern haben die feinere Struktur des Rhabdoms nicht näher berücksichtigt.

In meinen Rhabdompräparaten konnte ich, trotz fleißigen Suchens, keine Spur von Quer- bzw. Längsstreifung entdecken. Manchmal schien es mir, daß ich eine Streifung sah, immer aber stellte sich eine solche Querstreifung als die Struktur des anliegenden Protoplasmas heraus und die Längsstreifung als das Tracheentapetum. Das Rhabdom als solches ist stets homogen¹.

Man kann also einen Parallelismus durchführen zwischen dem Bau der Kristallkegel und der Rhabdome im Appositions- und Superpositionsauge. Im ersteren besitzen die beiden Gebilde eine Struktur, welche auf ihre weichere Beschaffenheit hindeutet, ebenso wie die Struktur der Corneahauptlage. Im Superpositionsauge sind sowohl die Kristallkegel als auch die Rhabdome homogen, d. h. etwa ebenso fest wie die strukturlose äußere Chitinlage.

Das kompliziert gestaltete, stark lichtbrechende, homogene und glattwandige Rhabdom des Superpositionsauges muß die in die Retinulaspinde durch die Spitze derselben eintretenden Lichtstrahlen aller möglichst brechen und reflektieren, so daß sie das sich zwischen den Rhabdomeren befindliche Cytoplasma mehrmals beleuchten und dadurch den Reiz des Plasmas verstärken. Aus der Spindel können die Strahlen kaum heraustreten, da sie vom Tracheentapetum (Taf. 3, Abb. 33, 41, Taf. 4, Abb. 46, *Trt*) umhüllt ist, von dessen Oberfläche die Strahlen wieder ins Innere der Spindel reflektiert werden. Der

¹ Es ist von Interesse, zu notieren, daß VIGIER (1907) im Rhabdomer von Musciden zwei Teile unterscheidet: 1. »courte baguette terminale, fortement réfringente et homogène« ... 2. »une longue tigelle plus grêle ... , dans laquelle on peut mettre en évidence une fine striation transversale«. Die distale Partie des Rhabdomers entspricht also ihrem Bau nach den von uns untersuchten Rhabdomen von Superpositions-, die proximale Partie den von Appositions- augen. Dementsprechend soll die erstere hauptsächlich dem Konzentrieren, die zweite dem Zerstreuen der Lichtstrahlen in der Sehzelle dienen.

EXNERSche Begriff eines Lichtfangapparates, welcher, wie wir oben gesehen haben, auf das Rhabdom des AppositionsAuges schlecht anwendbar ist, paßt sehr gut für die ganze rhabdomtragende Retinulaanschwellung des SuperpositionsAuges. Wegen einer weitgehenden Analogie mit dem Stäbchen des VertebratenAuges kann diese Anschwellung ebenfalls als Stäbchen (*St*) bezeichnet werden.

4. Die Pigmentzellen.

Im SuperpositionsAuge findet man die drei typischen Arten der Pigmentzellen.

Die Hauptpigmentzellen (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, Pz_1) füllen den Raum zwischen den Kristallkegeln aus, befinden sich in Berührung mit der Hornhaut (*C*) und sind reichlich mit schwarzen Pigmentkörnchen versehen (Taf. 4, Abb. 42, rechts). Die Anordnung der Zellen und ihrer Kerne ist hier aber eine andere als in AppositionsAugen. Dort wird jeder Kristallkegel von zwei Zellen (Taf. 1, Abb. 2, Pz_1) umhüllt. Zuweilen werden die Zellen so dünn, daß auch die Kerne sich abplatten und die enge proximale Partie des Kristallkegels umgreifen (Taf. 2, Abb. 14, Pzk_1).

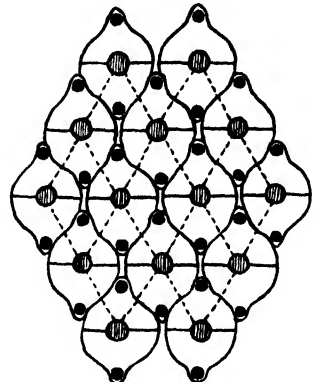


Abb. 14. Schema der Verteilung der Pigmentzellen und ihrer Kerne. Schraffiert, Querschnitte durch die Kristallkegel; schwarz, Pigmentzellkerne.

Bei den Nachtfaltern sehen wir dagegen (Taf. 4, Abb. 43, Pz_1) daß die Hauptpigmentzellen zwischen den Kristallkegeln interstitiell angeordnet sind, so daß auf Querschnitten jeder Kegel von sechs Zellkernen (Pzk_1) umgeben wird. Diese Anordnung bringt jedoch nichts prinzipiell Neues mit sich, da die Zahl der Pigmentzellen auch bei ihr doppelt so groß bleibt als die der Kristallkegel. Auf der beigegebenen Abb. 14 zeige ich, wie eine geringe Verschiebung der Zellgrenzen genügt, um die Umhüllung des Kristallkegels mit zwei Zellen durch eine interstitielle Anordnung der Zellen zu ersetzen. Wenn man nämlich auf der Abbildung nur die ununterbrochenen Linien berücksichtigt, so bekommt man das für die AppositionsAugen charakteristische Bild der Zweizellenumhüllung (vgl. mit Taf. 1, Abb. 2). Wenn man aber nur die horizontalen ununterbrochenen und die punktierten Linien in Betracht zieht, so tritt die interstitielle Zellenanordnung mit schön in der Mitte jeder Zelle liegenden Kernen hervor, die um jeden Kristallkegel in Form eines Sechseckes orientiert werden (vgl. mit Taf. 4, Abb. 43). Diese

Betrachtung gilt auch für die oben besprochenen Fälle der interstitiellen Anordnung der Nebenzellen in Appositionsaugen. Die Zahl der einem Ommatidium angehörenden Zellen ist hier ebenfalls zwei.

Die Nebenzellen des Superpositionsauges besitzen auf Querschnitten (Taf. 4, Abb. 44, 45, Pz_2), im Zusammenhang mit ihrer interstitiellen Anordnung die Form von Dreiecken. Sie sind viel umfangreicher als die Hauptzellen, da sie den ganzen freien Raum zwischen den langen fadenartigen Retinulanteilen besetzen. Ihre Distalenden grenzen an die Hauptzellen (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42). Ich war nicht imstande, irgendwelche Verbindung mit der Cornea wie im Appositionsauge festzustellen. In den distalen Partien liegen gewöhnlich die Zellkerne, welche wegen ihres geringen Umfanges und des schwachen Tinktionsvermögens nicht immer leicht zu finden sind.

Sehr eigenartig ist die Lage des Pigmentes in diesen Zellen. In Querschnitten (Taf. 4, Abb. 44) sieht man, daß die Zellkerne (Pzk_2) in kleinen pigmentierten Dreiecken liegen, welche ihrerseits in den größeren regulären Dreiecken der Zellen (Pz_2) so orientiert sind, daß ihre Spitzen die Mitte der Zellwände berühren. Dadurch entsteht ein schönes, regelmäßiges Muster. Auf Längsschnitten erscheint das Pigment (Taf. 4, Abb. 42, P) in der Gestalt von Spindeln, welche einen verhältnismäßig geringen Raum in den umfangreichen Zellen (Pz_2) in Anspruch nehmen und in ihren mittleren Teilen Zellkerne enthalten. In entpigmentierten Präparaten (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, links) besitzt die pigmenttragende Partie der Zelle eine faserige Struktur, durch welche sie sich von den übrigen, vorwiegend locker netzartig gebauten Cytoplasma mehr oder weniger scharf unterscheidet. Diese Fasern stellen also entweder passive Bahnen für die Verschiebung des Pigmentes im Zusammenhang mit verschiedener Beleuchtungsintensität dar oder contractile Gebilde, durch welche die Pigmentwanderung bewerkstelligt wird.

In den kurzen Ommen von *Timandra* (Taf. 4, Abb. 46) sieht das Pigment etwas anders aus. Man beobachtet in diesen Ommen ohne Schwierigkeit die Kerne der Hauptzellen (Pzk_1), welche wie bei den vorherbesprochenen Formen in der Sechszahl um jeden Kristallkegel liegen (Abb. 12). Trotz der größten Mühe ist es mir aber nicht gelungen, die Kerne der Nebenzellen zu finden. Dazu gesellt sich noch die Abwesenheit einer Grenze zwischen den beiden Arten der Hauptzellen und die Tatsache, daß das zwischen den Kristallkegeln dicht angehäufte Pigment in der proximalen Richtung allmählich

lockerer wird, aber keine spindelartige Anordnung (Taf. 4, Abb. 46) wie bei *Agrotis* (Taf. 4, Abb. 42) zeigt. Das alles legt mir den Gedanken nahe, daß dem kleinen Auge von *Timandra* die Nebenpigmentzellen überhaupt fehlen und daß der ganze Raum zwischen den Kristallkegeln und zwischen den fadenförmigen Retinateilen von Hauptpigmentzellen allein ausgefüllt wird.

Was die Retinapigmentzellen anbetrifft, so sind sie bei sämtlichen von mir untersuchten Nachtfaltern in einer vollkommen typischen Weise ausgebildet. Sie sind kegelförmige, der Basalmembran dicht ansitzende Zellen (Taf. 3, Abb. 33, 41, Taf. 4, Abb. 46, *Rpz*). Sie ziehen distalwärts zwischen den Tracheen und den Nervenfasern bis zum Anfang der rhabdomtragenden Anschwellung. In Querschnitten beobachtet man (Taf. 3, Abb. 37), wie sie (*Rpz*) von Nervenfasern (*N*) und von Tracheen (*Tr*) umgeben werden. Die beschattende Funktion dieser Zellen wird durch das reichliche Pigment der Basalzellen (Taf. 4, Abb. 46, *Bz*) verstärkt.

5. Die Basal- und Schaltmembran.

Die Basalmembran ist bei sämtlichen Lepidopteren ähnlich gebaut. In Längsschnitten durch die Retina (Taf. 1, Abb. 1, 9, 10, Taf. 2, Abb. 12, Taf. 3, Abb. 28, 33, Taf. 4, Abb. 46, *Bm*) erscheint sie als eine dunkelfärbbare Linie, welche bei stärkeren Vergrößerungen sich als eine geschichtete Lage erweist. Verschiedene Schichten können hier, ebenso wie in der Hornhaut, verschiedenartig gefärbt werden (Taf. 1, Abb. 11, *Bm*). Auf Querschnitten durch die Retina (Taf. 1, Abb. 8, Taf. 3, Abb. 38, *Bm*) besitzt sie einen faserigen Bau, wobei die Fasern sich um die Löcher, durch welche die Tracheen, Nerven und Basalzellen durchtreten, mehr oder weniger regelmäßig konzentrisch orientieren.

Über die Herkunft der Membran möchte ich vermutungsweise angeben, daß sie von den Basalzellen stammt. Diese mit überaus großen Kernen versehenen Zellen sind in sämtlichen von mir untersuchten Augen vorhanden. Sie befinden sich mit der Basalmembran in einer unmittelbaren Berührung, und in den obenbeschriebenen Fällen, wenn sie in die Retina eindringen (Abb. 5, 6), können sie die Membran sogar von beiden Seiten bedecken.

Außer dieser für alle Insekten charakteristischen Membran hat HESSE (1901) in den Augen einiger Nachtfalter (*Sphinx*, *Macroglossa*, *Plusia*) noch eine andere, die sogenannte Schaltmembran beschrieben, welche die Retina »in einen distaleren und einen proximaleren Abschnitt teilt«. Die Natur dieser Membran meint HESSE bei *Macroglossa* erkannt zu haben. »Es reichen nämlich die großen

Pigmentzellen, die gleichsam das Fachwerk bilden, in dem die Retinulae stecken, nur bis an diese Membran; die Rhabdome, welche in ihrer größeren Ausdehnung proximal von der Schaltmembran liegen, sind durch andere Pigmentzellen voneinander getrennt.« Die ersteren Pigmentzellen HESSEs entsprechen den oben beschriebenen Neben- und die zweiten den Retinapigmentzellen. »Es ist«, schreibt weiter HESSE, »danach anzunehmen, daß die Schaltmembran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspricht... Die basale Grenzhaut des ganzen Auges würde bei diesen Schmetterlingen dann nur zum Teil derjenigen bei anderen Insekten entsprechen, die wahre Basalmembran wäre jene, die wir oben als Schaltmembran bezeichnet haben. Die Pigmentzellen, welche in dem Raum zwischen Schaltmembran und Grenzmembran gelegen sind, müßten wir dann entweder für ausgewanderte Epithelzellen halten oder einen bindegewebigen Ursprung derselben annehmen.«

Diese Auffassung hat in der nachfolgenden Literatur wenig Wiederhall gefunden. BEDAU (1911) bei Wasserwanzen und AST (1920) bei *Myrmeleon* haben zwar eine Schaltmembran beschrieben, die aber dicht der Basalmembran anliegt. Eine ähnliche Erscheinung in den Zikadenaugen veranlaßt KUHN (1926) zum allgemeinen Schlusse, daß die Basalmembran sich stets primär bildet und daß die von ihr distalwärts zurückweichenden Pigmentzellen eine Schaltmembran ausscheiden. »Sie ist ihrer ganzen Natur nach als sekundäre Bildung aufzufassen.«

Zu ähnlichen Resultaten ist H. PRIESNER (1916) auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen (Frontaugen) von *Cloëon* gekommen. Er behauptet, daß »die Grenzmembran (Basalmembran) des ausgebildeten Auges der Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspricht und daß demnach die Tracheen hier (*Cl. dipterum*) tatsächlich zwischen die Epithelzellen des Auges eintreten. Und mit Rücksicht hierauf scheint es mir naheliegend, anzunehmen, daß auch bei den Schmetterlingen die Grenzmembran und nicht die Schaltmembran der Basalmembran der Augenanlage entspricht und daß die Schaltmembran dadurch zustande kommt, daß die Retinazellen benachbarter Ommen miteinander verschmelzen.«

Nach BUGNION-POPOFF »cette lame (die Schaltmembran), d'aspect réticulé, propre aux espèces nocturnes, paraît constituée par de fines expansions des gaines trachéennes, anastomosées en un réseau«.

Meine Präparate überzeugen mich von der Richtigkeit dieser zweiten Auffassung, derjenigen nämlich, daß die Basalmembran von Nachtschmetterlingen demselben Gebilde anderer Insekten entspricht und die primäre Grenzmembran des Auges bildet. Was die Schaltmembran anbetrifft, so unterscheide ich auf einigen Längsschnitten bei starken Vergrößerungen (Taf. 3, Abb. 41) die proximalen Grenzen der Nebepigmentzellen (Pz_2), deren Gesamtheit bei schwächeren Vergrößerungen den Eindruck einer einheitlichen Membran hervorrufen kann. Andererseits aber werden oft die fadenförmigen Teile der Retinulae an den Übergangstellen in die rhabdomtragenden Anschwellungen während der Konservierung (wohl wegen der Schrumpfung der sie umgebenden

lockeren Pigmentzellen) kaskadenartig gebogen (Taf. 4, Abb. 42). Da diese Biegungen bei allen Retinulen in einer und derselben Richtung erfolgen, entsteht unter dem Mikroskop das Bild einer fast ununterbrochenen Linie, welche für eine Schaltmembran gehalten werden kann. Diese beiden von mir beobachteten Tatsachen zeigen wohl deutlich, daß von einer Schaltmembran im strengen Sinne des Wortes keine Rede sein darf. Die Retina der Nachtfalter ist also, wie diejenige von anderen Insekten, von den Kristallkegeln bis zur Basalmembran einheitlich.

6. Die Tracheen.

Man findet in der bisherigen Literatur fast erschöpfende Angaben über das Tracheentapetum der Nachtinsekten. In meinen Schnitten durch die Superpositionsaugen von Lepidopteren läßt sich der Verlauf der Tracheen ebenfalls ganz gut verfolgen. Die dickeren Tracheen des optischen Ganglions, an welchen die spirale Wandstruktur recht deutlich sichtbar ist (Taf. 3, Abb. 40, *Tr*), verzweigen sich, und die feineren Äste begeben sich distalwärts zu den Basalzellen (Taf. 3, Abb. 39), deren Riesenkerne (*Bzk*) sie durchbrechen, wobei auf einen solchen Kern eine bis drei Tracheen entfallen. Weiter treten sie, von Nervenfasern (Taf. 3, Abb. 38, *N*) umgeben, durch die Löcher der Basalmembran (*Bm*) in die Retina hinein (Taf. 3, Abb. 33, 41, Taf. 4, Abb. 46, *Tr*), wo sie sich pinselartig verästeln. Die so entstandenen feinsten Röhrenchen (*Trt*) bilden das Tracheentapetum, welches, besonders in Querschnitten (Taf. 3, Abb. 35, 36), ein regelmäßiges, überaus zierliches Muster darstellt. Die proximalen Teile der Tapetumstracheen, welche zwischen den verjüngten Retinulateilen liegen (Taf. 3, Abb. 33, 41, Taf. 4, Abb. 46, *Trt*), verlaufen einander parallel. Mit den stärksten Vergrößerungen kann man an ihnen zuweilen den Spiralbau entdecken (Taf. 3, Abb. 41). Weiter distalwärts, zwischen den rhabdomtragenden Anschwellungen werden sie noch feiner, verlieren die letzte Spur des Spiralbaues und verlieren auch ihre streng parallele Anordnung. Sie reichen bis zu den distalen Partien der genannten Anschwellungen. Nur diese kegelartig aussehenden Partien sind von der Tracheenumhüllung frei und so den von den Kristallkegeln kommenden Lichtstrahlen zugänglich.

Derselbe Irrtum, welcher oben bei der Beschreibung der Tracheen von Appositionsagen aufgeklärt wurde, ist auch in bezug auf die Superpositionsaugen begangen worden. ZIMMER nämlich (und vor ihm auch CARRIÈRE) hat angegeben, daß die Tracheen im *Cloëon*-Auge am distalen Ende blasenartig aufgetrieben sind und so etwas den Rhabdomteil überragen. Erst PRIESNER (1916) hat nachgewiesen, daß diese blasigen Tracheenaufreibungen nichts anderes als vacuolisierte Partien der Sehzellen sind.

V. Die Merkmale des Superpositionsauges im Appositionsauge von *Zygaena*.

Nachdem wir die Analyse der beiden Arten der Schmetterlingsaugen durchgeführt haben, ist es von Interesse nochmals auf den Bau der Augen von *Zygaena* einzugehen, um diejenigen Merkmale dieses bei Tage fliegenden Nachtfalters zusammenzustellen, welche ihn in bezug auf den Augenbau von den echten Tagfaltern unterscheiden. Oben wurde darauf hingewiesen, daß das Auge dieser Form so vollkommen an die Wirkung der intensiven Tagesbeleuchtung angepaßt ist, daß es sich von anderen Appositionsaugen in keinen wesentlichen Zügen auszeichnet.

Man beobachtet jedoch einige Merkmale, die für das Funktionieren des Auges nicht von entscheidender Bedeutung, morphologisch aber sehr wichtig sind, indem sie Übergangsstufen zwischen dem Bau des Appositions- und dem des Superpositionsauges darstellen und bei *Zygaena* als Reste des letzteren aufzufassen sind. Diese Merkmale sind folgende:

1. Wir haben oben gesehen, daß die Hornhaut in typischen Appositionsaugen aus drei, in Superpositionsaugen aus einer bis zwei Lagen besteht. Die innere Cornealage, welche in den ersteren Augen sehr stark in der Gestalt von Corneaprozessen entwickelt ist und den Superpositionsaugen fehlt, ist bei *Zygaena* als eine feine innere Membran ausgebildet.

2. Der Kristallkegel, welcher bei Tagfaltern aus einer weichen, beim Fixieren koagulierenden und bei Nachtschmetterlingen aus einer festen, nach der Fixation homogenen Substanz gebildet wird, besteht bei *Zygaena* aus zwei Lagen, der inneren festeren und der äußeren flüssigeren.

3. Auch das Rhabdom ist eher strukturlos gebaut und nähert sich in dieser Hinsicht dem homogenen Rhabdom der Nachtfalter.

4. Die für andere Appositionsaugen charakteristischen basalen Tracheenblasen fehlen dem *Zygaena*-Auge, dessen Tracheen, ähnlich wie im Superpositionsauge, ohne besondere Erweiterungen in die Retina eintreten und sich verästeln, aber hier nicht so reichlich wie dort, so daß sie kein typisches Tracheentapetum bilden.

5. Die Menge des Pigmentes im *Zygaena*-Auge stellt etwa eine Mittelstufe dar zwischen dem reichlichen Pigment der Superpositions- und dem spärlichen der Appositionsaugen.

Alle diese Merkmale sind von mir leider nur bei wenigen Arten untersucht worden. Es wäre wünschenswert, sie an einem größeren Material zu überprüfen.

VI. Zur Frage über die Bedeutung des Rhabdoms.

Die heutzutage herrschende Auffassung der physiologischen Bedeutung verschiedener Teile von Facettenaugen stammt hauptsächlich von GRENACHER (1879). Die früheren Bezeichnungen »Nervenstab« (LEYDIG 1864) und »Sehstab« (M. SCHULTZE 1868) wurden von ihm durch das Wort »Rhabdom« ersetzt. Er führt dazu folgende Gründe an: »Wenn man bisher vom ‚Nervenstab‘ oder ‚Sehstab‘ sprach, so hat man hauptsächlich das im Innern befindliche, stark lichtbrechende, stabartige Achsengebilde im Auge gehabt, dessen Nachweis in den Augen der meisten Arthropoden ohne besondere Schwierigkeit gelingt. Um dasselbe beobachtete man eine gewöhnlich intensiv pigmentierte Scheide, in der auch Kerne nachgewiesen wurden. Im ganzen jedoch hat man der letzteren wenig Aufmerksamkeit geschenkt, und dementsprechend war auch die Bedeutung, die man ihr zuschrieb, in jeder Hinsicht nur eine geringe. Daß hier ein fundamentaler und für die Deutung verhängnisvoller Irrtum begangen wurde, wird aus dem ganzen Abschnitt, welcher der Darlegung meiner Befunde am zusammengesetzten Auge gewidmet ist, zur Evidenz hervorgehoben.« In die Zellen, die man als Scheide auffaßte und denen die Einzelstäbchen oder Segmente des Sehstabes zugehören, »treten die Nerven des Opticus ein, und damit ist klar, daß ihre Bedeutung in bezug auf das Sehen selbst eine weit größere ist, als man der vermeintlich dem Sarcolemm der Muskelfaser oder der Hülle der Nervenfaser gleichwertigen Scheide zuschrieb . . . Da, wie man sieht, meine Auffassung des ‚Nerven- oder Sehstabes‘ im Prinzip von der der Urheber jener Bezeichnungen abweicht, so sehe ich mich veranlaßt . . . jene Namen zu verlassen und neue dafür in Vorschlag zu bringen. Ich werde demnach für den ganzen Komplex von perzipierenden Zellen hinter dem Kristallkegel oder dessen Äquivalent von nun an die Bezeichnung ‚Retinula‘ in Anwendung bringen . . . In jenen zahlreichen Fällen aber, wo die zu den einzelnen Zellen gehörigen Stäbchen untereinander zu einem anscheinend einheitlichen axialen Strang verschmelzen, werde ich den letzteren als ‚Rhabdom‘ bezeichnen und verstehe also darunter den sogenannten Sehstab ohne seine Umhüllung.«

Bezüglich des Sehvorganges im einfachen Auge stellt GRENACHER den folgenden Satz auf: »Der Lichtstrahl kann den adäquaten Nervenreiz nur da auslösen, wo das Stäbchen sich befindet.« Im Komplexauge teilt er dieselbe Rolle dem morphologischen Äquivalent des Stäbchens, dem Rhabdom, zu, welches er ebenfalls als »Grenzgebilde zwischen dem objektiven Lichtstrahl und der subjektiven Reizempfindung« betrachtet. In den Augen mit langen Rhabdomen, schreibt er, »haben wir eine Ausbreitung der lichtempfindenden Schicht, die ganz eigentümlich kontrastiert mit der Vorstellung, die wir gewöhnlich über eine solche uns zu bilden pflegen. Ihre Flächenausbreitung ist nämlich auf ein Minimum reduziert, auf den Querschnitt des Rhabdoms nämlich; dafür aber erreicht sie eine sehr bedeutende Tiefe, welche der Länge desselben entspricht, und es steht nichts im Wege, die Umwandlung des Lichts in Nervenregung in der ganzen Länge des Rhabdoms vor sich gehen zu lassen.«

Die Rolle des Rhabdoms als eines lichtperzipierenden Apparates wurde von GRENACHER vermutungsweise, ohne direkte Beweise derselben hervorgehoben. Die meisten späteren Autoren haben diese Frage nur oberflächlich berührt. So macht z. B. EXNER (1891) in seinem klassischen Werke, in dem er

eine allseitige Analyse der dioptrischen Einrichtungen des Komplexauges gibt, nur kurze Bemerkungen über die Bedeutung des Rhabdoms. »Ich muß«, sagt er, »in bezug auf die Funktionsweise des Rhabdoms an das erinnern, was zuerst E. BRÜCKE für deren Analoga in der Wirbeltiernetzhaut, die Stäbchen, hervorgehoben hat. Wegen des starken Lichtbrechungsvermögens, im Vergleiche zur Umgebung nämlich, ist ein Lichtstrahl, der einmal unter spitzem Winkel ins Rhabdom eingedrungen ist, darin gleichsam gefangen, er wird durch totale Reflexion bis ans Ende geleitet, am Ende kann er wenigstens zum Teil reflektiert und wieder in derselben Weise zurückgeleitet werden.«...»Diese ganze Einrichtung legt den Gedanken nahe, daß während der Leitung des Lichtes in den stark lichtbrechenden Stäbchen der wesentlichste Prozeß des Sehaktes, die Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenenergie, statt hat... Die zu den Stäbchen gehörenden Retinulazellen (GRENACHER), die den eigentlichen Sehstab bilden, sind die Vermittler zwischen Stäbchen und den Nervenfasern, mit denen sie zusammenhängen. Die bedeutende Länge, welche die Stäbchen vielfach aufweisen, deutet darauf hin, daß es für den Sehakt nicht gleichgültig ist, ob der einmal gefangene Strahl eine kurze Strecke im Stäbchen verläuft oder eine lange.«

Man kann also sagen, daß GRENACHER den cuticularen Rhabdomen wie überhaupt den Stäbchen¹ die Rolle von lichtperzipierenden Organen aus dem Grunde zugeschrieben hat, weil er keine anderen dazu passenden Bildungen finden konnte. EXNER hat eine positive Angabe hinzugefügt, indem er dem Rhabdom den Charakter eines Fangapparates für Lichtstrahlen beigelegt hat. Die oben zitierten morphologischen Befunde HESSE'S (Stiftchen als verdickte Enden der Neurofibrillen) bilden, wie er selbst angibt (1902), »die Rückkehr zu der alten Anschauungsweise... daß es nervöse Bestandteile die eigentlich lichtrezipierenden Endigungen sind.«

Abgesehen von dieser Differenz der Meinungen über die morphologisch-chemische Natur des Rhabdoms zwischen GRENACHER-EXNER und HESSE, ist der letztere damit einverstanden, daß das Rhabdom als das einzige Gebilde zur Lichtreception aufzufassen sei, und fügt sogar für diese Auffassung eine neue gewichtige Begründung hinzu. »Die Notwendigkeit einer solchen Annahme«, schreibt er (1902), »leuchtet vor allem in jenen Fällen ein, wo von den Sehzellen nichts als diese Neurofibrillenenden dem Licht zugänglich sind, z. B. in den Ommen des Komplexauges von *Periplaneta*«, dessen Sehzellen mit Pigment gefüllt sind.

Die Frage über die Möglichkeit der Reception von Lichtstrahlen durch das Protoplasma der Sehzellen diskutiert auch DEMOLL (1917) und kommt dabei zu folgenden Ergebnissen: »Das Protoplasma ohne Einlagerungen, das Cytoplasma, ist farblos. Keines von den spectralen Lichtern wird vom ihm absorbiert. Ohne Absorption ist aber eine Reizung nicht möglich.« Und weiter: »es würde eine spezifische Änderung der Nervensubstanz erforderlich sein, um sie für Lichtreize empfänglich zu machen. Eine solche Änderung, wie wir sie bei den Rezeptoren im engeren Sinne voraussetzen müssen, äußert sich bei den Wirbellosen in konserviertem Zustand in einem veränderten Verhalten gegenüber den

¹ Unter diesem Namen wurden indessen recht verschiedenartige Gebilde beschrieben.

Farbstoffen, besonders gegenüber den Hämatoxylinen.« Die HESSESchen Angaben erweitert DEMOLL in dem Sinne, daß er der die Stiftchen verkittenden Substanz auch eine Rolle zuteilt. »Wenn auch die Stiftchensäume zweifellos als die Rezeptoren im engeren Sinne aufgefaßt werden dürfen, so scheint es mir doch, daß auch der Masse, in der sie eingebettet sind, eine wesentliche Bedeutung beim Vorgange der Reizaufnahme zukommt.« . . . »Wir kommen somit zu folgenden Vorstellungen über die Rezeptoren: Die Rezeptoren bestehen aus einem Elektrolytbehälter und den mit ihren Enden in diesen eintauchenden oder einstrahlenden Nervenfibrillen. Diese Endigungen sind in der Weise differenziert, daß ihre Ionendurchlässigkeit durch Licht verändert wird. Die Erregung der Sehzellen beginnt demnach damit, daß den im Ruhestadium aus dem Elektrolyten übertretenden Kationen bei Belichtung die Anionen nachfolgen.«

So lauten die wichtigsten Literaturangaben über die physiologische Wirkungsweise des Rhabdoms. Dem letzteren wird zuweilen eine katoptrische Funktion (Lichtfangapparat) zugeschrieben, stets aber wird es als Receptionsorgan für die Lichtstrahlen aufgefaßt. Im nachfolgenden wollen wir diese beiden Funktionsarten kritisch betrachten.

1. Die dioptrisch-katoptrische Funktion.

Hätten wir das stabförmige Rhabdom der Appositionsagen für ein homogenes, in einem schwächer lichtbrechenden Medium gelegenes Gebilde halten können, so würden wir es als Lichtfangapparat auffassen müssen. Die Lichtstrahlen würden dabei (nach EXNER 1891) sich folgenden Regeln unterordnen: »Jeder Lichtstrahl erleidet an der Grenzfläche zwischen zwei optischen Medien eine Reflexion, welche in der Regel nur einen Teil des Strahles betrifft, in dem Falle aber, daß der Strahl, in einem optisch dichteren Medium verlaufend, an die Grenze nach einem optisch dünneren gelangt, auch eine totale sein kann. Die Reflexion ist total, wenn der Einfallswinkel eine gewisse, durch die Brechungsindizes der beiden Medien bestimmte Größe überschreitet.« Da bei dem geringen Durchmesser des Rhabdoms der an seinem Ende eintretende Strahl immer unter einem sehr großen Winkel auf die Grenze mit dem äußeren Medium einfällt, so wäre hier die totale Reflexion gesichert.

Nun haben wir aber gesehen, daß das Rhabdom nicht optisch homogen ist. Es zeigt in Schnitten das Bild von Stiftchensäumen, darf also räumlich als ein Bürstenbesatz, »bordure en brosse« von P. VIGIER (1907), aufgefaßt werden. Außerdem ist es äußerlich mit zahlreichen Körnchen bzw. Knöpfchen versehen, so daß seine Oberfläche rauh wird. Wenn diese beiden Umstände die Lichtreflexion nicht vollständig (wegen der mikroskopischen Größe der betreffenden Strukturen) aufheben, so müssen sie doch dieselbe bedeutend herabsetzen. Das, aus

Stiftchen bestehende, rauhe Rhabdom muß eine gewisse Menge Strahlen heraustreten lassen und sie also in den es umgebenden Sehzellen zerstreuen.

Im Gegensatz zu PLATE (1924), welcher die Rhabdombildung als »ein Mittel zur Reizsummation« determiniert, halte ich sie eher für ein Mittel zur gleichmäßigen Verteilung des Lichtreizes der ganzen Länge der Sehzellen nach. Es wäre schwer, sich die Notwendigkeit eines Reizsummationsapparates in der Mitte des Auges von Tagfaltern vorzustellen, welche im vollen Sonnenlicht fliegen und bei welchen die Lichtstrahlen schon durch die Cornea und den Kristallkegel genügend konzentriert werden. Eine weitere Steigerung der Sonnenlichtintensität im Rhabdom, hielten wir dasselbe für einen Perceptionsapparat, würde für seine lebende Substanz kaum erträglich sein. Daher neigen wir eher zur Vorstellung von einem festeren, cuticulären Zerstreuer der intensiven Beleuchtung in den Sehzellen, die ihrerseits reizbares Protoplasma enthalten und von denen die Neurofibrillen in die Nervenfasern heraustreten.

Wäre das Rhabdom ein Lichtfangapparat und als solcher ein Receptor des Lichtreizes, könnten demnach die Lichtstrahlen es nicht verlassen, so wäre die weiter unten zu beschreibende Pigmentwanderung in den Sehzellen einiger Appositionsaugen unmöglich.

Wenn wir jetzt zum typischen Rhabdom der Nachtfalter übergehen, das auf Querschnitten rosettenförmig aussieht und das man, seinem ganzen Bau nach (Abb. 13), bis zu einem gewissen Grade mit dem an den Eingängen großer Geschäfte und Lokale vorhandenen System der Drehtüre vergleichen kann, so müssen wir auch diesem Rhabdom eine dioptrisch-katoptrische Funktion zuschreiben. Diese Funktion soll aber eine ganz andere sein als bei dem stabförmigen Rhabdom. Im Superpositionsauge bildet das Rhabdom in bezug auf den Lichtstrahlengang keine unmittelbare Fortsetzung des Kristallkegels. Die Strahlen aus dem letzteren müssen also nicht unbedingt in das Innere des Rhabdoms eintreten. Sie fallen vielmehr, aus verschiedenen Kristallkegeln heraustretend, auf das kegelförmige Ende der rhabdomtragenden Retinulaanschwellung ein, werden beim Eintreten in diese Anschwellung meistens gebrochen und verlaufen im Inneren derselben in verschiedenen Richtungen.

Andererseits müssen wir den komplizierten Bau, die homogene Beschaffenheit und die glatte Oberfläche des Rhabdoms im Auge behalten. In dieser Hinsicht kann man es mit einem System von Glasplatten, zum Teil flachen, zum Teil bikonvexen (Taf. 3, Abb. 34, 35), vergleichen. Die Lichtstrahlen, welche auf diese Platten in verschieden-

artigen, meistens schiefen Richtungen einfallen, werden entweder von ihnen reflektiert und kehren dann wieder in dieselbe Sehzelle zurück oder treten durch die Platte unter einer gewissen Brechung in die benachbarte Zelle ein. Aus der Retinula können sie aber nur in dem seltenen Falle heraustreten, wenn sie unter einem gewissen Winkel an die Oberfläche des distalen Spindelendes zurückkommen. Die ganze übrige Oberfläche der spindelförmigen Retinulaanschwellung ist, wie bekannt, vom Tracheentapetum umhüllt, welches keine Strahlen nach außen durchläßt.

Die ganze rhabdomtragende Anschwellung der Retinula muß also für einen Lichtfangapparat gehalten werden. Jeder Lichtstrahl durchsetzt, vom Tapetum reflektiert, mehrmals das reizbare Protoplasma der in diesem Apparate liegenden Sehzellen. Die letzteren sind außerdem durch stark lichtbrechende, bis zu einem gewissen Grade als Spiegel wirkende Platten voneinander abgetrennt, welche den Lichtreiz noch verstärken. Wir haben oben bemerkt, daß für die Sonnentiere ein Lichtfangapparat unnützlich und sogar schädlich sein kann. Demgegenüber ist er für die Superpositionsaugen der Dämmerungsfalter, welche die schwachen, ihnen zuteil werdenden Lichtstrahlen möglichst vollkommen ausnützen müssen, von überaus großer Wichtigkeit.

Es ist aber möglich, auch eine weitere Bedeutung des radiären Rhabdombaues zu vermuten. Im Appositionsauge mit seinen stabförmigen Rhabdomen nämlich wird die Veränderung der äußeren Gegenstände (die Bewegung) in der Weise empfunden, daß die Reizwirkung von gewissen Ommen auf die anderen übergeht. In Superpositionsaugen, wo jede Retinula von mehreren Kristallkegeln bestrahlt wird, kann die Richtung der Strahlen und deren Veränderung nicht so scharf bestimmt werden. Es wäre indessen für die Dämmerungstiere von einem besonderen Nutzen. Und man kann denken, daß eine gewisse Fähigkeit der Strahlenrichtungsbestimmung jeder einzelnen Retinula zukommt. Jede Sinneszelle ist hier durch die Rhabdomplatten von den benachbarten bis zu einem gewissen Grade isoliert. Die Zelle, welche einen Lichtstrahl von außen erhält, wird von ihm, dank der partiellen Reflexion von den Rhabdomblättern mehr gereizt als die übrigen Zellen derselben Retinula, und so kann jede Retinula die Veränderung der Strahlenrichtung empfinden.

Schließlich möchte ich dessen gedenken, daß die von F. DOFLEIN (1903) festgestellte parallele Abänderung der Größe und Form der Kristallkegel und Rhabdome bei der Rückbildung der Augen unter dem Einfluß von äußeren Bedingungen ebenfalls für die Ähnlichkeit der Funktion dieser beiden Gebilde spricht.

2. Die perzipierende Funktion.

Indem ich die von früheren Autoren wenig beachtete dioptrisch-katoptrische Funktion der Rhabdome in vollem Maße anerkenne, halte ich die perzipierende Rolle dieser Gebilde für zweifelhaft, wie ich es auch früher (1930) in einer allgemeineren Form auseinandergesetzt habe.

Oben bei der Besprechung der Rhabdomstruktur wurde schon darauf hingewiesen, daß es niemandem bis jetzt gelungen ist, die Verbindung der Stiftchen HESSES mit den Neurofibrillen sicher zu beweisen. Eine solche Verbindung wird nur vermutet, wobei für die Neurofibrillen gewöhnlich das faserig gebaute Protoplasma der Sehzellen gehalten wird.

Nun möchte ich hinzufügen, daß mir ein tatsächlicher Beweis der Annahme, daß jedes Stiftchen in eine Neurofibrille übergeht, überhaupt unmöglich scheint. Als Grundlage seiner Theorie betrachtet nämlich HESSE (1902) »die bahnbrechenden Untersuchungen APÁTHYS (1897), der in seiner glänzenden und durch ihre außerordentliche Sorgfalt überzeugenden Arbeit »Das leitende Element des Nervensystems« überall im Nervensystem, in den Nervenfasern wie den Zellen, fibrilläre Bildungen nachgewiesen und als leitende Bestandteile gedeutet hat, die Neurofibrillen. Diese Neurofibrillen stellen sich dar als Primitivfibrillen, die ihrerseits zusammengesetzt gedacht werden aus feinsten einheitlichen Fäserchen, den Elementarfibrillen: bei Teilung der Primitivfibrillen liegt keine wahre Gabelung, sondern eine Spaltung in dünnere Elementarfibrillenbündel vor«. Im Komplexauge soll das Bild, nach HESSE, folgendermaßen aussehen: »Ein jedes Stiftchen setzt sich naturgemäß in eine Neurofibrille fort, welche die Zelle durchzieht und in die Nervenfaser eingeht. Ich bin geneigt,« sagt er weiter, »diese Neurofibrillen, wie sie zu den einzelnen Stiftchen treten, als Elementarfibrillen im Sinne APÁTHYS aufzufassen.« Auch in einer späteren Publikation wiederholt HESSE (1913), daß »einzelne Stiftchen sich in Neurofibrillen fortsetzen, die unter Anastomosen und Verschmelzungen in die Nervenfaser der Sehzelle übergehen«.

Wenn wir uns jetzt vorstellen, daß die Länge eines Rhabdoms 300μ und sogar mehr erreichen kann, daß die Stiftchen voneinander $0,5\mu$ entfernt sind (obwohl sie auf den Abbildungen HESSES viel dichter sitzen) und daß in einem Querschnitte bis zu 50 Stiftchen (HESSE, 1901, zeichnet auf Fig. 73a mehr als 100) vorhanden sein können, so bildet die Gesamtzahl der Stiftchen für eine solche Retinula 30000. Es ist kaum zu denken, daß eine solche Anzahl von Leitungsbahnen die Über-

tragung eines einfachen Reizes bedienen müssen. Andererseits aber, da die Neurofibrillen sich nicht gabeln, sondern nur spalten bzw. verschmelzen, so müßte die Gesamtdicke von 30000 oder mehr Primitivfibrillen so bedeutend sein, daß sie in der Retinula kaum genügend Platz für sich finden. Da sie aber weiter in die Nervenfasern eintreten, wo sie auf Querschnitten in der Gestalt von feinsten Punkten nur bei stärksten Vergrößerungen zu sehen sind, so daß der Gesamtdurchmesser der sämtlichen einer Retinula angehörigen Fibrillen etwa $0,5 \mu$ beträgt, so müßte der Durchmesser einer einzelnen Primitivfibrille ungefähr 3μ sein. Das ist aber schon die Größe eines Moleküls (LIESEGANG, 1923, z. B. gibt den Durchmesser eines einzelnen Moleküls von Hämoglobin mit $2,5 \mu$ an), und es wäre kaum möglich, dies für ein so verhältnismäßig kompliziertes Gebilde wie die Neurofibrillen anzunehmen.

Für die zwar kürzeren¹, jedoch eine viel größere Oberfläche besitzenden, komplizierten Rhabdome von Superpositionsäugen, wenn man sich in solchen auch eine Stiftchenstruktur vorstellt, würden die Berechnungen auch nicht günstiger ausfallen.

Daher neige ich zur Annahme einer cuticularen Beschaffenheit des Rhabdoms, zu deren Gunsten auch manche andere oben angeführte Umstände sprechen. Ebenso wie das Chitin und andere ähnliche Produkte der Zellentätigkeit kann diese Cuticularsubstanz entweder weicher sein, und dann zeigt sie eine Stiftchenstruktur, oder fester, was mit einem homogenen Aussehen verbunden ist. Aber auch dort, wo sie Stiftchen enthält, ist es schwer zu denken, daß in ihr die von DEMOLL (1917) vermuteten Wanderungen der Ionen durch die semipermeablen Membranen vorkommen. Wenn man den intimsten Prozeß des Lichtreizes auf solche Wanderungen zurückführen will, so ist es zweckmäßiger, seinen Aufenthaltsort in dem flüssigen, sicher physiologisch aktiven Cytoplasma mit den wohl in ihm liegenden, nicht überaus zahlreichen Neurofibrillen zu vermuten.

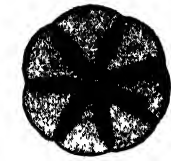
Mit unserer Auffassung des Rhabdoms als einer cuticularen stark lichtbrechenden Skeletachse, welche die allzu intensiven Lichtstrahlen gleichmäßig in den Sehzellen zerstreut, die schwachen dagegen im Cytoplasma möglichst konzentriert, stimmt auch die äußere Gestalt der Rhabdome überein. Diese Gestalt ist außerordentlich mannigfaltig. Die beigegebene Abb. 15 zeigt einige bei verschiedenen Insekten beschriebene Rhabdomformen, welche sogar als eine Reihe von Übergangsstufen zwischen dem typischen Rhabdom der Superpositionsäugen (A)

¹ Aber nicht bedeutend: die Mittellänge des Rhabdoms von *Hadena*, wie es oben angeführt ist, beträgt 150μ .

und der tapetumartigen, chitinösen Scheide um die Retinula, welche JOHNAS (1911) bei *Hesperia comma* (E) beobachtet hat, zu betrachten sind¹. Je komplizierter das Rhabdom gebaut ist, desto vollkommener wirkt es als Zerstreuer bzw. Kondensator der Lichtstrahlen und desto

größere Schwierigkeiten entstehen andererseits für die Annahme seines Zusammenhangs mit den Neurofibrillen². Die Kompliziertheit von solchen Rhabdomen der Crustaceenaugen, wie z. B. bei *Arachnomysis*, ist ebenfalls für die Perception kaum nötig, wird aber vom Standpunkte der Dioptrik gut plausibel. Die Angabe HESSES (1913), daß bei manchen zehnfüßigen Krebsen »die Stiftchensäume benachbarter Sehzellen ineinander verkeilt wie die Zähne zweier Zahnleisten« sind und daß daher »eine Deutung als cuticulärer Saum ganz ausgeschlossen ist«, scheint mir nicht ganz überzeugend zu sein. Erstens beobachtet man öfters im Chitin verschiedenartig verlaufende und sich miteinander kreuzende faserige Gebilde, und zweitens muß eine solche Kreuzung der stärker lichtbrechenden Elemente im Rhabdom seine Fähigkeit, die Lichtstrahlen zu zerstreuen, wesentlich verstärken.

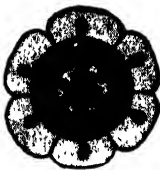
Wenn man das Rhabdom für einen Apparat zur Umwandlung der Lichtenergie in die Nervenenergie hält, so wird es auch schwer verständlich, warum neben den Augen, in welchen sich das Rhabdom der ganzen Länge der Sehzellen entlang zieht, Retinulae existieren, in welchen es nur im proximalen (*Dytiscus marginalis*) oder im distalen Teile derselben (*Ampelisca* und andere Crustaceen) liegt. Bei *Dytiscus* z. B. besetzt das sich distalwärts allmählich zuspitzende Rhabdom höch-



A



B



C



D



E

Abb. 15. Verschiedene Formen der Rhabdome. Querschnitte durch die Retinulae. Die Rhabdome (in E auch die äußere chitinöse Scheide) sind dunkel schattiert. Das Protoplasma der Sehzellen hell schattiert. A typische Form des Rhabdoms im Superpositionsauge von Nachtfaltern, B Übergangsform zwischen dem Appositions- und Superpositionsauge, *Raphidia ophiopsis*. Nach AST (1920). C Superpositionsauge von *Hydrometra palustris*. Nach BEDAU (1911). D Superpositionsauge von *Cloë pumila*. Nach ZIMMER (1898). E Superpositionsauge von *Hesperia comma*. Nach JOHNAS (1911).

¹ Zwischen den auf Abb. 15 unter D und E abgebildeten Retinulis existiert eine weitere Übergangsstufe. Im Auge von *Cloë fuscata* setzen sich nämlich, nach ZIMMER (1898), die peripheren »Nebenstäbchen« von der Retinula etwas ab.

² Auch bei Dipterenlarven notiert CONSTANTINEANU (1930) eine außerordentlich mannigfaltige Gestaltung der Rhabdome.

stens nur ein Drittel der Retinulalänge. Was für Bedeutung können in diesem Falle die dickeren distalen Teile der Sehzellen haben?

Vom Standpunkte der dioptrisch-katoptrischen Funktion des Rhabdoms kann diese oder jene Lage desselben gewisse Vorzüge bieten. Das distale Rhabdom kann die Tätigkeit des Kristallkegels verstärken und zur intensiveren Beleuchtung der unterliegenden Partien der Sehzellen beitragen, das proximale als Kondensator oder Reflektor der schwächeren, bis zu diesen Zellpartien reichenden Lichtstrahlen dienen. Die Rhabdome werden also als Hilfsorgane gedeutet, deren Form und Ausbildungsstufe höchst verschieden sein kann. Die Grundfunktion, der Reizprozeß, wird dabei dem Cytoplasma zugeschrieben, welches die Strahlenenergie entweder vom Rhabdom oder unmittelbar vom Kristallkegel (beim *Dytiscus*) bekommt, sie verarbeitet und in Form der Nervenenergie an die Nervencentren entsendet.

Die Vorstellung von einer rezipierenden Rolle des Rhabdoms muß, meiner Ansicht nach, mit der Vorstellung von Rhabdomeren als Organoiden der einzelnen Sehzellen eng verbunden sein. Man kennt indessen Fälle, wie z. B. bei *Dytiscus* (HESSE 1901, Fig. 84, GÜNTHER 1912, Fig. 33), in welchen das vierstrahlige (in Querschnitten) Rhabdom von sechs Sehzellen umgeben wird. Man bekommt hier wieder den Eindruck, daß nicht die einzelnen Segmente des Rhabdoms mit den Sehzellen durch Neurofibrillen verbunden sind, sondern daß das Rhabdom ein von Zellen physiologisch unabhängiges Organ bildet, welches die ganze Retinula auf einmal bedient.

Die Frage darnach, wie die Lichtperception im Protoplasma der Sehzellen vor sich gehen soll, ist ebenso schwer zu beantworten wie das von HESSE unentschiedene Problem der intimsten Funktion seiner Stiftchen. Die Vermutung DEMOLLS paßt, wie wir schon oben gesehen haben, für beide Auffassungen, da die in einem Elektrolytbehälter eingetauchten Neurofibrillen auch dem Cytoplasma angehören können. Ich habe früher (1930) versucht, auf den Sehpurpur und mögliche ähnliche Substanzen als auf die Wirkungsursache im chemischen Prozeß des Lichtreizes hinzuweisen. Dabei habe ich mich auf die bekannte Tatsache gestützt, daß die Hautzellen von einigen augenlosen, aber auf das Licht reagierenden Echiniden eine Art Sehpurpur enthalten, ebenso wie auf die Angabe BUGNION-POPOFFS (1914), daß die Retinamasse von *Oryctes* von einer rosafarbigem Substanz »d'une manière diffuse« imprägniert wird. Man muß jedoch gestehen, daß die bisherigen Untersuchungen über die sehpurpurähnlichen Substanzen bei Wirbellosen noch recht mangelhaft und einander widersprechend (nach HESSE wer-

den einige Stiftehensäume rotgefärbt) sind, so daß sie für den Aufbau unserer Anschauungen über die Natur des Lichtreizes noch nicht zu verwerten sind.

Einen indirekten Hinweis auf eine intensive Tätigkeit der Sehzellen, welche nur in der Perception der Lichtstrahlen bestehen kann, erblicke ich, wie schon oben gesagt, in dem in diesen Zellen mächtig entwickelten Chondriom-Vacuomapparate.

Was diejenigen Partien der Sehzellen anbetrifft, welche HESSE als Schaltzone bezeichnet, so habe ich schon oben einige Tatsachen angeführt, welche zeigen, daß sie keinen spezifischen Bestandteil des Rhabdomapparates bildet. Die Formelemente des Protoplasmas nämlich, seien es kolloidale Partikelchen, Alveolen oder Fasern, orientieren sich bei der Secretion in der Richtung der Secretausscheidung. Daher sehen wir oft sowohl in als auch neben dem Rhabdom eine Art Querstreifung: Stifftchen, Schaltzone, Querstreifung der Retinulae in Superpositionsäugen. Dieselbe Erscheinung tritt auch ganz deutlich in der oben angeführten Abbildung HOLMGRENS auf, in welcher die Chitinbildung dargestellt ist. In den Facettenäugen trifft man eine ähnliche helle, gestreifte Zone auch um die Kristallkegel (Taf. 3, Abb. 33, Taf. 4, Abb. 42, 43, 46) und sogar im Innern der Zellkerne (Taf. 2, Abb. 24), wo sie jedoch anders erklärt werden muß. Hier stellt sie wohl ein Kunstprodukt dar, dadurch entstanden, daß die Chromatinkörnchen sich beim Fixieren in ein Klümpchen zusammenkleben, was das entsprechende Ausziehen der Lininfäden zwischen der Kernmembran und dem Klümpchen zur Folge hat. Es ist übrigens möglich zu denken, daß auch die Schaltzone durch das Schrumpfen des Cytoplasmas hervorgerufen oder wenigstens verdeutlicht wird.

Eine besondere Beachtung verdient das in den Sehzellen einiger Komplexäugen vorkommende Pigment, welches oft als Hauptargument für die Deutung des Rhabdoms als eines lichtperzipierenden Organs angeführt wird. »Die Rhabdome«, schreibt HESSE (1901), »werden durch die Verteilung des Pigmentes, welches das Licht oft von den übrigen Teilen der Sehzellen ausschließt, als die lichtrezipierenden Teile der letzteren gekennzeichnet.« Gegen die Versuche, dem Pigment eine lichtrezipierende Funktion zuzuschreiben, äußert sich HESSE (1902) ganz entschieden. »Auch jetzt«, schreibt er, »findet man immer wieder das Pigment als notwendigen Bestandteil eines Sehorgans angeführt, als ein Medium, durch welches die Ätherschwingungen des Lichtes derartig umgewandelt werden, daß sie auf den Sehnerven bzw. dessen periphere Endigungen wirken können. Dies soll entweder so erfolgen,

daß durch die chemische Wirkung des Lichtes auf das Pigment freie chemische Substanzen entstehen, die vorher nicht vorhanden waren und die als Plasmareiz wirken (FOSTER, LANDOIS), oder es wird die alte HUXLEYSche Auffassung festgehalten, daß durch die Absorption der Lichtstrahlen der Pigmentfleck erwärmt und durch die Wärme der Sehnerv gereizt würde. Daß dabei im erstären Falle nur die chemisch wirksamen kurzwelligen Strahlen des Spektrums (vor allem die uns z. B. unsichtbaren ultravioletten Strahlen), im letzteren Falle dagegen in der Hauptsache die langwelligen Strahlen von dem roten Ende des Spektrums in Betracht kommen und dem entsprechend der Effekt wesentlich verschieden beeinflußt wird, das zu erwägen und die naheliegenden Folgerungen daraus zu ziehen nehmen die Vertreter solcher Theorien keine Veranlassung.«

Sowohl meine eigene Erfahrung als auch das Studium der Literatur führen mich zum Schlusse, daß das Pigment nie das Cytoplasma vollständig verdrängt. Manche Sehzellen sind überhaupt pigmentfrei, in anderen, wie ich es bei *Branchipus* (1905) und AST (1920) bei *Panorpa* beobachtet haben, ist es in perlschnurförmigen Reihen bzw. in irgend anderer Weise locker angeordnet. In denjenigen Fällen, wo es das Rhabdom als eine dichte Masse umgibt, scheint es in Lichtstellung zu sein. Wir wissen jetzt nämlich, daß die Pigmentwanderung nicht nur in den Superpositionsaugen, d. h. in deren Pigmentzellen, vor sich geht, wie es von EXNER (1891) angegeben wurde. DEMOLL (1917) hat gezeigt, daß im Appositionsauge das Retinapigment unter dem Einfluß der stärkeren oder schwächeren Beleuchtung sich verschieben kann, und JÖRSCHKE (1914) hat bei *Forficula auricularia* folgendes beobachtet. Im Lichtauge »liegt die Hauptmasse des Retinapigmentes den Rhabdomeren dicht an. Eine sogenannte Schaltzone hebt sich nicht ab«. In einem im Dunkeln abgetöteten Auge ist das Pigment peripher verlagert. »Zwischen den Rhabdomeren und dem Pigment befindet sich eine helle pigmentfreie Zone.« Man darf wohl diesen Befund in dem Sinne auffassen, daß das Pigment die dem Rhabdom benachbarte Plasmalage vor einer zu starken Beleuchtung schützt, sie dagegen der Wirkung der schwächeren Lichtstrahlen in vollem Maße überläßt. Aber auch bei der dichtesten Pigmentanhäufung vermag das Pigment die Protoplasmasubstanz nicht vollständig zu ersetzen. Die letztere wird nur von Pigmentkörnchen imprägniert, so daß die Lichtstrahlen sogar in diesem Falle nicht nur auf das Pigment, sondern auch auf das Cytoplasma, obgleich in einem begrenzten Grade, einwirken.

DEMOLL (1917) hat vollkommen recht, wenn er behauptet, daß von einem farblosen Protoplasma ohne Einlagerungen keines von den spektralen Lichtern absorbiert wird, so daß hier auch keine Reizung möglich ist. Nun haben wir gesehen, daß das Protoplasma der Sehzellen mit Einlagerungen (Chondriom) reichlich versehen ist, und zwar mit denjenigen, welche im Vergleich mit dem Protoplasma ein verändertes Verhalten gegenüber den Hämatoxylinen zeigen, was DEMOLL als ein Merkmal der für Lichtreize empfänglichen Rezeptoren betrachtet.

Es ist aber außerdem nicht ausgeschlossen, daß auch Pigment unter anderem dazu dient, die relative Homogenität des Cytoplasmas zu beseitigen und ihm eine bessere Fähigkeit der Lichtabsorption zu verleihen. So kann das Pigment die Rolle eines Sensibilisators spielen.

Wichtige Angaben über eine solche Rolle findet man in der Arbeit E. HERTELS (1907). Die kurzwelligen ultravioletten Strahlen von $280\text{ }\mu\mu$ werden bei den Chromatophoren »nicht nur von dem pigmenthaltigen Teile aufgenommen, sondern auch von dem übrigen pigmentfreien Plasma«. Demgegenüber hat eine direkte Aufnahme der blauen ($440\text{ }\mu\mu$) und gelben ($558\text{ }\mu\mu$) Strahlen durch das Plasma nicht stattgefunden. »Die Wirkung dieser Strahlen war vielmehr an das sie absorbierende Pigment geknüpft, hier erfolgte . . . die Aufnahme der strahlenden Energie, und von hier aus konnte sich die Wirkung dieser zugeführten Energie auch auf das übrige pigmentlose Plasma geltend machen und als Reiz in Erscheinung treten. Es war also zur Entfaltung der Reizwirkung bei den sichtbaren Strahlen in der verwendeten Intensität die Vermittlerrolle des Pigmentes notwendig.«

Eine weitere Bestätigung dieser Angabe findet HERTEL bei der Bestrahlung des Bauchstranges vom Regenwurm. Der Reizerfolg trat nach der Bestrahlung mit U.V.-Licht und nicht nach der Bestrahlung mit sichtbarem Licht hervor. Bei *Sipunculus nudus* fiel aber seltsamerweise dieser Unterschied in der Reizwirkung der Strahlen weg. Die vorgenommene anatomische Untersuchung des Bauchstranges von *Sipunculus* ergab nun, daß derselbe allenthalben mit Pigment durchsetzt war, was dem Regenwurm fehlte.

Auch für die Pigmentwanderung in den Retinazellen muß HERTEL »eine direkte, von den optischen Eindrücken des Auges vollkommen unabhängige Lichtwirkung annehmen, da ja die Pigmentwanderung auch vor sich geht, wenn wir den Opticus durchschneiden«.

Wenn aber, wie es durch die Experimente HERTELS bewiesen wurde, »das Licht mit Hilfe des Pigmentes auf die contractile Substanz zur Wirkung kommen kann«, so ist es möglich anzunehmen, daß das Pig-

ment auch eine sensibilisierende Rolle bei der Reizung des Sehzellprotoplasmas spielen kann.

»Dagegen aber«, sagt HERTEL, »möchte ich entschieden Einspruch einlegen, das da wo sich das Pigment findet, diesem ohne weiteres die Möglichkeit der Übermittlung des Lichtreizes abgesprochen wird. Wir haben gesehen, daß gerade das Pigment wegen seiner hohen Absorption zu dieser Rolle besonders geeignet ist, und haben Beispiele anführen können, in denen sich diese Übertragung namentlich auch auf Nervensubstanz direkt nachweisen ließ.« Die Fähigkeit der Lichtreception ist also nicht nur mit besonderen Photoreceptoren oder Photierzellen (TH. BEER) zusammengebunden.

Die Experimente HERTELS beseitigen, wie es mir scheint, in vollem Maße die Schwierigkeiten, mit welchen, nach HESSE, die Anerkennung der lichtrezipierenden Fähigkeit des pigmenthaltigen Protoplasmas verbunden sein soll. So fällt das letzte Hindernis für unsere Auffassung des Protoplasmas der Sehzellen mit seinem Pigment und mit den in ihm verborgenen Neurofibrillen als eines lichtperzipierenden Apparates und des Rhabdoms als einer dioptrisch-katoptrischen Einrichtung. Ebenso wie das Pigment für das ganze Auge nicht unentbehrlich nötig ist, treffen wir auch die Sehzellen mit oder ohne Pigment. Auch ohne Pigment sind sie nicht optisch homogen infolge der in ihnen eingelagerten Chondriosomen; durch das Pigment wird aber ihre Fähigkeit, die Lichtstrahlen zu absorbieren, bedeutend erhöht.

Was im allgemeinen die Rolle des Pigmentes im Auge anbetrifft, so muß sie recht mannigfaltig sein. Erstens schützt das Pigment durch Absorption der Lichtstrahlen das reizbare Protoplasma vor einer zu starken Beleuchtung. Zweitens wirkt es bei der Lichtreflexion mit, wenn es als Unterlage des Tapetums, als Hülle des Kristallkegels und dergleichen angeordnet wird. Und drittens funktioniert es als Sensibilisator, d. h. verstärkt den Lichtreiz bzw. die photochemische Reaktion. Außerdem kennt man eine Modifikation des Pigmentes, die für das Auge nutzlos bzw. sogar schädlich ist. Es ist das pathologische, sich bei der Degeneration des Auges entwickelnde Pigment, welches ich z. B. in den Linsenzellen des Parietalauges von *Anquis fragilis* beobachtet habe (NOWIKOFF 1910).

Es ist nicht leicht in jedem einzelnen Falle zu bestimmen, welche Pigmentfunktion, die schützende oder die sensibilisierende, dominiert, es steht aber außer Zweifel, daß sie beide auch gleichzeitig hervortreten können. Jedenfalls spricht die dichtere Pigmentanhäufung für die erstere, die lockere für die zweite Funktion. In den Pigmentzellen

können natürlicherweise nur die zwei ersteren von den obengenannten Pigmentfunktionen, in den Sehzellen alle drei sich betätigen.

Als morphologischer Hinweis auf die Verschiedenartigkeit der Pigmentfunktionen kann wohl die von manchen Forschern (zuletzt von CONSTANTINEANU 1930) beobachtete Tatsache gelten, daß in einer und derselben Zelle das Pigment in verschiedenen Formen auftritt. Diese Verschiedenheit betrifft sowohl die Größe als auch die Farbe der Pigmentkörnchen.

Es ist aber auch denkbar, daß eine und dieselbe Pigmentart verschiedene Rollen spielen kann, je nachdem, an welchem Orte sie sich befindet. In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen B. ROSENSTADTS (1896) von Interesse, nach welchem die Verschiebungen des Pigments in den Dunkel- und Hellaugen in der Weise erfolgen, daß das Pigment nicht nur in einer und derselben Zelle seinen Ort ändert, sondern daß es auch von den Zellen einer Kategorie in die einer anderen übergeht. So tritt das Pigment im Dunkeln »aus dem vorderen Ende der Retinulazellen und wohl auch aus den Retinapigmentzellen aus. Dasselbe wird von den Fortsätzen der Iripigmentzellen aufgenommen«.

Letzten Endes muß man gestehen, daß eine endgültige Entscheidung der Frage über die Rolle des Rhabdoms und der übrigen Teile der Retinulae heutzutage kaum möglich ist. Mit diesen winzigen Gebilden kann man nicht so bequem experimentieren, wie es EXNER mit dem Cornea- und Kristallkegelapparate machte. Daher ist man gezwungen, zugunsten dieser oder jener Auffassung nur indirekte Beweise anzuführen. Es ist natürlich möglich, gegen einzelne dieser Beweise Einwendungen zu erheben. Ich hoffe aber, daß das ganze System der in der vorliegenden Arbeit zusammengestellten Angaben eine solide Grundlage für meine Vorstellung über das Rhabdom als dioptrisch-katoptrischen Apparat und über das Protoplasma der Sehzellen als Ort der Reizreception bildet.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- APÁTHY, ST., 1897: Das leitende Element des Nervensystems. Mitt. aus der Zool. Stat. Neapel. Bd. 12.
- AST, F., 1920: Über den feineren Bau der Facettenaugen bei Neuropteren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 41.
- BARBIERI, N. A., 1929: Les Arthropodes ne possèdent pas d'yeux composés. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes. 24. Réunion.
- BEDAU, K., 1911: Die Facettenaugen der Wasserwanzen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97.

- BIEDERMANN, W., 1903: Geformte Secrete. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4.
- BUGNION, E. et POPOFF, N., 1914: Les yeux des Insectes nocturnes. Archives d'Anat. microsc. Bd. 16.
- BÜTSCHLI, O., 1892: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
- 1898: Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nicht-zelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig.
- CARRIÈRE, J., 1885: Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.
- CHUN, C., 1893: Leuchtorgan und Facettenauge. Biolog. Centralbl. Bd. 13.
- CLAPARÈDE, E., 1859: Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10.
- CONSTANTINEANU, M. I., 1930: Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 52.
- DEMOLL, R., 1917: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig.
- DIETRICH, W., 1909: Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 92.
- DOFLEIN, F., 1903: Die Augen der Tiefseekrabben. Biolog. Centralbl. Bd. 23.
- EXNER, S., 1891: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.
- GEYER, K., 1912: Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren. Zool. Anz. Bd. 39.
- GOTTSCHKE, C. M., 1852: Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Müllers Archiv f. Anat. und Physiologie.
- GRENACHER, H., 1879: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen.
- GÜNTHER, K., 1912: Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100.
- HAHN, J., 1924: Facetové oči Muscid. Les yeux composés des Muscides. Publications de la Faculté des Sciences de l'université Charles. Prague. Bd. 22.
- HENSEN, V., 1865: Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15.
- HERTEL, E., 1907: Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6.
- v. HESS, C., 1919: Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen. Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 177.
- HESSE, R., 1901: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70.
- 1902: Dasselbe. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda. Bd. 72.
- 1913: Sinnesorgane. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 9. Jena.
- HOFMANN, E., 1887: Die Groß-Schmetterlinge Europas. Stuttgart.
- HOLMGREN, N., 1902: Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. 20.

- JOHANSEN, H., 1893: Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 6.
- JOHNAS W., 1911: Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97.
- JÖRSCHKE, H., 1914: Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 111.
- KAPZOV, S., 1911: Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 98.
- KIRCHHOFFER, O., 1908: Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. f. Biontologie. Bd. 2.
- KUHN, O., 1926: Die Facettenaugen der Landwanzen und Zikaden. Zeitschr. f. Morph. und Ökologie der Tiere. Bd. 5.
- LEYDIG, F., 1864: Das Auge der Gliedertiere. Tübingen.
- LIESEGANG, R. ED., 1923: Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens. 3. Aufl. Dresden und Leipzig.
- MERKER, E., 1929: Die Pigmentverschiebungen im Netzauge der Insekten unter dem Einfluß von ultraviolettem Licht. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 46.
- 1929: Die Fluorescenz im Insektenauge, die Fluorescenz des Chitins der Insekten und seine Durchlässigkeit für ultraviolettes Licht. Ebenda. Bd. 46.
- MÜLLER, J., 1826: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere. Leipzig.
- 1829: Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und den Crustaceen. Arch. f. Anat. und Physiol.
- NOWIKOFF, M., 1905: Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.
- 1910: Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. Ebenda. Bd. 96.
- 1930: Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Jena.
- PANKRATH, O., 1890: Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49.
- PARAT, M., 1928: Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Archives d'Anatomie microsc. Bd. 24.
- PATTEN, W., 1886: Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. der Zool. Stat. Neapel. Bd. 6.
- 1887: Dasselbe. Journ. of Morphology. Bd. 1.
- PLATE, L., 1922: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. Teil. Jena.
- 1924: Dasselbe. II. Teil. Jena.
- PRIESNER, H., 1916: Zur Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen von *Cloëon dipterum* L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 39.
- ROSENSTADT, B., 1896: Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 47.
- SCHULTZE, M., 1868: Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn.
- VIGIER, P., 1907: 1. Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés des Muscides. 2. Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes, en particulier chez les Muscides. Comptes rendus de l'Acad. des sc. Paris. Bd. 145.

- WATASE, S., 1890: On the morphology of the compound eyes of Arthropods. J. Hopkins University Baltimore. Studies from the biological Laboratory. Bd. 4.
- WIDMANN, E., 1908: Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90.
- ZIMMER, C., 1898: Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.
- ZIMMERMANN, K., 1914: Über die Facettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 37.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen.

<i>Bm</i> , Basalmembran;	<i>Pzk</i> ₁ , Kern der Hauptpigmentzelle;
<i>Bl</i> , Blutlacune;	<i>Pz</i> ₂ , Nebenpigmentzelle;
<i>Bz</i> , Basalzelle;	<i>Pzk</i> ₂ , Kern der Nebenpigmentzelle;
<i>Bzk</i> , Basalzellkern;	<i>Rh</i> , Rhabdom;
<i>C</i> , Cornea;	<i>Rpz</i> , Retinapigmentzelle;
<i>Cp</i> , Processus corneae;	<i>Rpzk</i> , Kern der Retinapigmentzelle;
<i>Ch</i> , Chondriom;	<i>St</i> , Stäbchen;
<i>K</i> , Kristallkegel;	<i>Sz</i> , Sehzelle;
<i>Kz</i> , Kristallkegelzelle;	<i>Szk</i> , Sehzellkern;
<i>Kzk</i> , Kern der Kristallkegelzelle;	<i>Tr</i> , Trachee;
<i>N</i> , Nervenfasern;	<i>Trb</i> , Tracheenblase;
<i>P</i> , Pigment;	<i>Trt</i> , Tracheentapetum;
<i>Pz</i> , Pigmentzelle;	<i>V</i> , Vacuum.
<i>Pz</i> ₁ , Hauptpigmentzelle;	

Alle Figuren sind mit Hilfe des ABNÉ'schen Zeichenapparates (Mikroskop von ZEISS) entworfen.

Tafel 1.

Pieris napi L.

Alle Abbildungen sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Abb. 1. Längsschnitt durch drei Ommen. Schnittdicke 3—5 μ . Depigmentiert. Boraxcarmin. MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Die Striche 2—8 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 2. Schiefer Querschnitt durch die Kegelzellen und Kegel. 3—5 μ . Depigmentiert. Boraxcarmin. MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Abb. 3, 4. Querschnitte durch die distalen Sehzellen. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 2.

Abb. 5. Querschnitt durch die mittleren Sehzellen. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 2.

Abb. 6, 7. Querschnitte durch die proximalen Sehzellen. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 2.

Abb. 8. Querschnitt durch die Tracheen und Nervenfasern, welche die Basalmembran durchbrechen. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 2.

Abb. 9, 10. Zwei Längsschnitte durch Tracheenblasen. Bearbeitung wie Abb. 2. Vergrößerung Apochr. 2 mm. Oc. 12.

Abb. 11. Längsschnitt durch die Trachee und Tracheenblase. 5 μ . MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 12.

Tafel 2.

Abb. 12. *Zygaena filipendulae* L. Längsschnitt durch zwei Ommen ohne Cornea. 3—5 μ . Depigmentiert. HEIDENHAIN. Eosin. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Die Striche 13—17 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 13, 14. *Zygaena filipendulae* L. Querschnitte durch die Region der Kristallkegel. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 12.

Abb. 15—17. *Zygaena filipendulae* L. Querschnitte durch verschiedene Regionen der Retinulae. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 12.

Abb. 18. *Zygaena filipendulae* L. Schiefer Querschnitt durch die proximalen Partien der Retinulae mit den die Basalmembran durchbrechenden Nervenfasern und Tracheen. 5 μ . MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Abb. 19. *Zygaena filipendulae* L. Kristallkegel mit seinen Zellen. 5 μ . Boraxcarmin. MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Abb. 20, 21. *Zygaena filipendulae* L. Längsschnitt und Querschnitt durch die Retinulae. 3—5 μ . Depigmentiert. HEIDENHAIN. Eosin. Apochr. 2 mm. Oc. 12.

Abb. 22, 23. *Epinephele jurtina* L. Längsschnitt und Querschnitt durch die Retinulae. 3 μ . Depigmentiert. HEIDENHAIN. Eosin. Apochr. 2 mm, Oc. 12.

Abb. 24. *Timandra amatoria* L. Querschnitt durch die kerntragenden Partien der Retinulae. 3 μ . Depigmentiert. HEIDENHAIN. Eosin. Apochr. 2 mm. Oc. 12.

Tafel 3.

Abb. 25. *Epinephele jurtina* L. Längsschnitt durch den distalen Teil des Ommatidiums. 6 μ . Depigmentiert. HEIDENHAIN. Eosin. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Die Striche 26—27 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 26. *Epinephele jurtina* L. Querschnitt durch die distalen Partien der Retinulae. Bearbeitung wie Abb. 25. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Abb. 27. *Epinephele jurtina* L. Querschnitt durch die mittleren Partien der Retinulae. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 26.

Abb. 28. *Epinephele jurtina* L. Längsschnitt durch die proximalen Teile von vier Ommatidien. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 25. Die Striche 29—32 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 29, 30. *Epinephele jurtina* L. Querschnitte durch die proximalen Partien der Retinulae. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 27.

Abb. 31, 32. *Epinephele jurtina* L. Querschnitte durch die unter der Basalmembran liegenden Gewebe. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 29, 30.

Abb. 33. *Hadena* sp. Längsschnitt durch drei Ommatidien. Die langen mittleren Teile der Retinula sind weggelassen. 3—5 μ . Depigmentiert. Boraxcarmin. MALLORY. Object. DD. Oc. 3. Die Striche 34—39 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 34—36. *Hadena* sp. Querschnitte durch verschiedene Partien der proximalen Verdickungen (Stäbchen) der Retinulae. Bearbeitung wie Abb. 33. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Abb. 37. *Hadena* sp. Querschnitt durch die Retinapigmentzellen. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 34—36.

Abb. 38—40. *Hadena* sp. Querschnitte durch die unter der Basalmembran liegenden Gewebe. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 34—36.

Abb. 41. *Hadena* sp. Längsschnitt durch die proximalen Verdickungen (Stäbchen) von zwei Retinulae. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 34—36.

Tafel 4.

Alle Abbildungen sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Abb. 42. *Agrotis* sp. Längsschnitt durch die distalen und mittleren Partien der drei Ommatidien. 7 μ . Auf der rechten Seite der Abbildung ist das Pigment angegeben. MALLORY. Objekt. DD. Oc. 3. Die Striche 43—45 zeigen die Richtungen der auf entsprechenden Abbildungen abgebildeten Querschnitte.

Abb. 43. *Agrotis* sp. Querschnitt durch die Kristallkegel. 7 μ . Mit Pigment. MALLORY. Apochr. 2 mm. Oc. 4.

Abb. 44, 45. Querschnitte durch die distale und die mittlere Partie der Retinulae. Bearbeitung und Vergrößerung wie Abb. 43.

Abb. 46. *Timandra amataria* L. Längsschnitt durch drei Ommatidien. 3 μ . Auf der rechten Seite ist das Pigment angegeben. Boraxcarmin. MALLORY. Objekt. DD. Oc. 3.

Abb. 47. *Zygaena filipendulae* L. Längsschnitt durch die distalen Partien der Ommatidien. 5 μ . Auf der rechten Seite ist das Pigment angegeben. Boraxcarmin. MALLORY. Objekt. DD. Oc. 3. c_1 — c_3 , drei Cornealagen.

Abb. 48, 49. *Zygaena filipendulae* L. Flächenschnitte durch drei Cornealagen (c_1 — c_3). 8 μ . Mit Pigment. Hämalaun. Eosin. Objekt. DD. Oc. 3.

Der Bau des Auges und der Hautsinnesorgane bei den Gobiiformes *Amblyopus brachygaster* Gthr. und *Trypauchen vagina* Bl. Schn.¹

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/30.)

Von

Bruno Eggert.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit 8 Abbildungen im Text.

Aufenthalt an dunklen Orten — Höhlen oder größeren Meeres-tiefen — wirken auf den Bau und die physiologische Ausbildung der Augen der Wirbeltiere, besonders der Teleosteer, in verschiedener Weise ein. Unter den Knochenfischen kann er bei zahlreichen Tiefseeformen die Ausbildung des »Teleskopauges« (BRAUER 1908) oder eine mehr oder minder starke Rudimentierung des Auges bedingen. Diese Erscheinung ist besonders bei den Tiefseefischen *Cetonus gilli* und *Barathronus affinis* (BRAUER 1908) und bei zahlreichen in Höhlen lebenden Fischen (EIGENMANN 1909, CHAPPUIS 1927) zu beobachten. Bei letzteren geht gewöhnlich neben der Rückbildung des Auges ein Verlust des Körperpigmentes vor sich, wie bei den *Amblyopsidae*, bei *Stygicola*, *Lucifuga* u. a., welcher sich auch nur wie z. B. bei dem Wels *Ameiurus nigrilabris* auf die Seiten und den Bauch erstrecken kann.

Am Auge der Teleosteer treten Veränderungen bereits bei den Bodenfischen (*Gobiiformes*, *Blenniiformes*, *Apodes* u. a.) auf, bei denen eine »Brille« ausgebildet ist (HARMS 1914), welche dem Auge sowohl bei seinen Bewegungen als auch bei der Flucht des Tieres vor Beschädigungen durch Steine u. dgl. einen Schutz verleiht. Verbringen nun diese Tiere den größten Teil ihres Lebens im Schlamm, wie z. B. *Muraena tilae* HAM. BUCH., so tritt zunächst eine Verstärkung der

¹ Vorliegende Arbeit wurde durch ein Forschungsstipendium der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank sage.

Brille durch Vermehrung der epidermalen Schichten und durch Verstärkung der Tunica propria cutanea ein. Bei ständigem Aufenthalt im Schlamm oder in Höhlen setzt dagegen eine mehr oder minder starke Rückbildung des Auges ein (*Amblyopus*, *Trypauchen* u. a.), welche sogar bei einzelnen Individuen von *Typhlogobius californiensis* STDCHN. zum völligen Verlust der Linse führen kann (RITTER 1893), wie es auch bei erwachsenen Individuen von *Amblyopsis* u. a. (EIGENMANN 1909) vorkommt.

Diese Untersuchung soll sich mit den Augen und Hautsinnesorganen zweier *Gobiiformes*, *Amblyopus brachygaster* GTHR. und *Trypauchen va-*



Abb. 1. Auskuk bei Belawan mit vorgelagerter Insel. * Fundort von *Amblyopus* und *Trypauchen*.

gina BL. SCHN. beschäftigen. Die Tiere wurden auf der Sundaexpedition meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor HARMS, auf Sumatra im Mangroveschlamm der Küste und der Mündung des Soengei Deli bei Belawan gefangen und mit Susa nach HEIDENHAIN konserviert. Für die Überlassung des Materials möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Der eine Fundort der Tiere (Abb. 1), der Auskuk, liegt einige Kilometer östlich von Belawan, an der Nordostküste Sumatras. An dieser Stelle halten sie sich in dem etwa $\frac{1}{2}$ m tiefen lockeren Schlamm der Ebbeplatte auf, welche bei Flut stets von Wasser bedeckt ist. Auch bei Ebbe bildet diese Zone eine weiche Schlammschicht, in die man bei Betreten auch gegen Ende der Ebbe tief einsinkt. Die Tiere durch-

wühlen nach allen Richtungen diesen lockeren Schlamm, wobei sie nicht wie die mit ihnen zusammenlebenden Muräniden Schlammröhren zu ihrer Fortbewegung benutzen, sondern sich selbständig durch den Schlamm, sowohl auf der Nahrungssuche als auch auf der Flucht bohren.

Der Körper von *Amblyopus* ist entsprechend der Lebensweise des Tieres stark abgeändert. Die Tiere besitzen einen im Querschnitt runden, aalartigen Körper, was besonders für die schnelle Fortbewegung im mehr homogenen Schlamm von großer Bedeutung ist. Die unpaaren Flossen besitzen mit Ausnahme des Schwanzes stark verkürzte Strahlen, die von einer dicken Haut bedeckt sind. Infolge des dauernden Aufenthaltes des Tieres im Dunkeln ist die Haut am konservierten Material farblos. Im Leben haben die Tiere ein weiß-rötliches Aussehen, das durch die starke Durchblutung der Haut bedingt wird. Doch sind im Corium, besonders am Kopf, noch zahlreiche kleine Chromatophoren vorhanden. Diese starke Durchblutung der Haut, welche so, ähnlich wie bei *Typhlogobius californiensis* (RITTER), in den Dienst der respiratorischen Tätigkeit getreten ist, ermöglicht durch Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche den Aufenthalt in einem sauerstoffarmen Medium. Bemerkenswert ist ferner die oberständige Lage des Mundes (Abb. 2 und 3), dessen Kiefer mit starken Zähnen bewaffnet sind. Ferner sind am vorderen Teil des Kopfes zahlreiche Hautwülste vorhanden, welche hauptsächlich durch die reihenweise Anordnung der großen Sinnesknospen hervorgerufen werden. Auf der dorsalen Seite, besonders in der Nähe des Oberkiefers, stellen sie dagegen nur einfache, keine Sinnesknospen enthaltende Verdickungen dar. Auf den caudalen Enden der beiden dorsalen, symmetrisch zur Medianebene gelegenen Hautwülsten schimmern die Augen, welche vollständig unter der Haut verborgen sind, als dunkle Flecken durch (Au.). Eine Vorwölbung der Brille des Auges ist nicht vorhanden. Diese Augenflecken besitzen bei einem geschlechtsreifen Männchen von *Amblyopus brachygaster* von 17,8 cm Länge einen Durchmesser von 0,9 mm.

Die Augen sind bereits von FRANZ (1913) bei den nahe verwandten Arten *Trypauchenophrys anotus* und *Trypauchen wakae* kurz beschrieben worden; doch enthalten seine Angaben wegen unzureichender Konservierung seines Materiales zahlreiche Lücken, welche durch diese Mitteilung nach Möglichkeit ausgefüllt werden sollen. Außerdem sollen die Hautsinnesorgane beschrieben werden, über die bei diesen beiden Arten meines Wissens noch keine Angaben vorliegen. Nur RITTER gibt von ihnen wie auch von dem Auge von *Typhlogobius californiensis* eine gute und sehr sorgfältige Bearbeitung.

Da das Auge bei *Trypauchen vagina*, das äußerlich überhaupt nicht sichtbar ist, und dessen Lage nur durch eine Einsenkung in der Haut

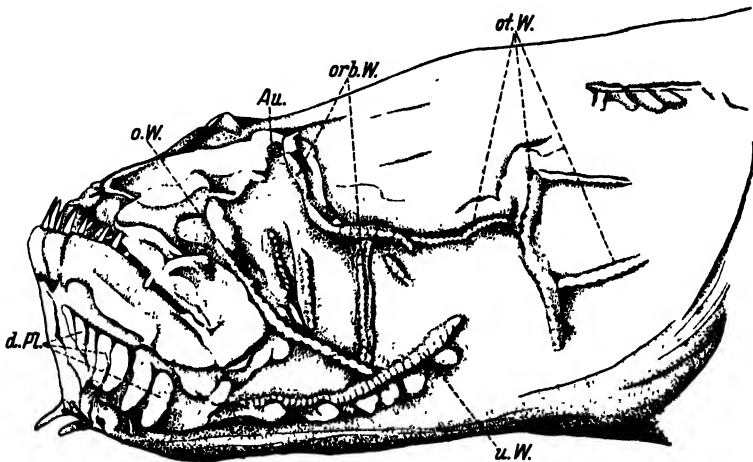


Abb. 2. Kopf von *Amblyopus brachygaster* von der Seite. Vergr. 3,9 X. *Au* Auge, *dPl* dentale Sinnesplatten, *oW* oraler Wulst, *orbW* orbitale Wülste, *otW* Wülste der otischen Region, *uW* unterer Wulst.

gekennzeichnet wird, bei den von mir untersuchten Tieren einen ähnlichen Bau wie das von *Amblyopus brachygaster* aufweist, so soll sein Bau nur bei letzterer Art eingehend beschrieben werden.

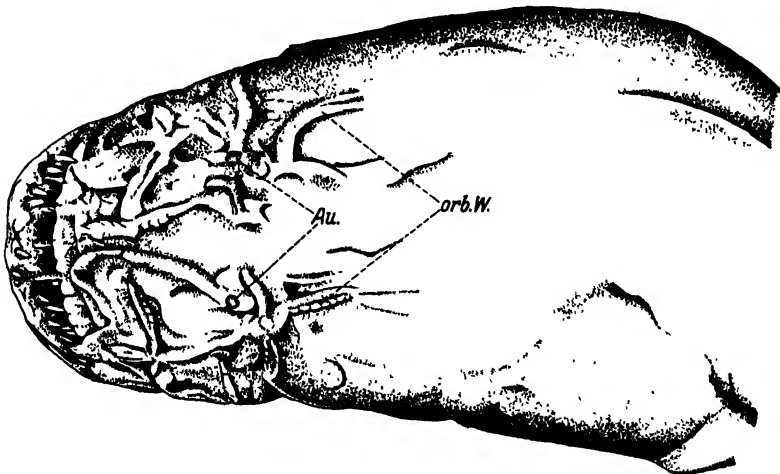


Abb. 3. Kopf von *Amblyopus brachygaster* von oben. Vergr. 3,9 X. *Au* Augen, *orbW* orbitale Wülste.

Die Orbitalhöhle (Abb. 4), die median durch ein gut entwickeltes Orbitalseptum abgegrenzt ist, wird zum größten Teil von Muskulatur (*Mu.*) ausgefüllt. Das kleine Auge ist weit nach vorn verlagert, so daß

es fast dem hinteren Rande des Ethmoidale laterale anliegt. Es wird von einer breiten Bindegewebszone umgeben, welche nach den Knochen und der Muskulatur zu durch eine schmale, aus straffem Bindegewebe bestehende Hülle (*Hü.*) abgeschlossen ist. Sie stellt hier eine Art fibröser Fascie dar, im Gegensatz zu *Periophthalmus koelreuteri*, bei welcher Art sie nach KARSTEN aus sehr dichtmaschigem, retikulärem Bindegewebe besteht. Auf der Außenseite geht sie in das dichte straffe Bindegewebe des Corium über.

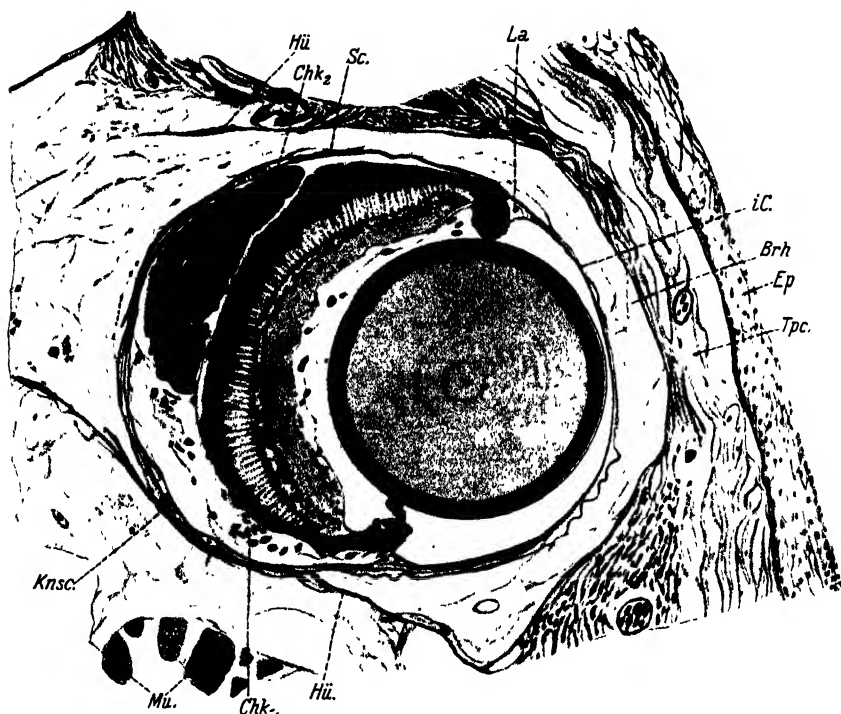


Abb. 4. Vertikalschnitt durch das Auge von *A. brachygaster*. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. LEITZ Obj. 3, ZEISS Komp. Oc. 20 \times . Tblg. 152. Auf $\frac{2}{3}$ verkl. *Brh* Brillenhohlraum. *Chk₁* Chorioidealkörper; *Chk₂* pigmentierter Chorioidealkörper, *Ep* Epidermis, *Hü* bindegewebige Hülle, *iC* innere Cornea, *La* Ligamentum annulare, *Knscl* in die Sclera eingelagerte Knorpelkerne, *Mu* Muskulatur, *Tc* Tunica propria cutanea, *Sc* Sclera.

Das innerhalb der fibrösen Fascie liegende Bindegewebe besteht aus lockeren Fasern, welche besonders im mittleren Teile ein grobes Maschenwerk bilden. Es wird von zahlreichen Gefäßen und Kapillaren und ferner von dem dünnen Nervus opticus durchzogen. Letzterer ist von einer schmalen Bindegewebsschicht umgeben und ist sowohl bei jüngeren, 4,8 cm langen, als auch bei geschlechtsreifen Tieren vorhanden und in derselben Stärke entwickelt. In dieser Bindegewebszone liegen ferner die Augenmuskeln. Bereits bei dem 4,8 cm langen Tier

sind sie teilweise rückgebildet, so daß sie nur auf Schnitten einwandfrei festgestellt werden konnten. Im Gegensatz zum normal entwickelten Auge sind nur noch zwei schmale Muskelbündel vorhanden, die wahrscheinlich dem *Musculus rectus superior* und *M. rectus externus* zu homologisieren sind. Die zu ihnen führenden Nerven sind jedoch nicht einwandfrei zu erkennen. Von den vier übrigen Muskeln sind überhaupt keine Spuren festzustellen. Bei geschlechtsreifen Tieren sind auch Reste der beiden ersten Muskeln nicht mehr vorhanden, so daß bei ihnen der Augapfel in der Orbitalhöhle wohl nicht mehr bewegt werden kann.

Die Sclera ist eine schmale, aus straffen Fasern bestehende Bindegewebskapsel (*Sc.*), in welcher einige Knorpelstückchen (*Knsc.*) ein-

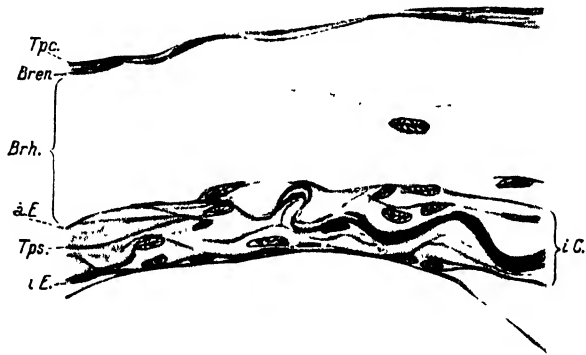


Abb. 5. Innere Cornea (*iC.*), Brillenhohlraum (*Brh.*) und Brillenendothel (*Bren.*) des Auges von *A. brachygaster*. Susa, Azan. Vergr. ZEISS Obj. Öl-Imm. 2 mm, Komp. Oc. 20×, Tblg. 152. Auf $\frac{1}{3}$ verkl. *iE.* und *äE.* inneres und äußeres Endothel der inneren Cornea, *Tpc.* Tunica propria cutanea, *Tps.* Tunica propria sclerotica.

gelagert sind. Diese enthalten nur wenige Kerne und bilden einen schmalen, durch größere Bindegewebsräume unterbrochenen Ring.

Nach vorn zu setzt sich die Sclera in die innere Cornea des Auges fort (Abb. 4 und 5, *iC.*). Die Tunica propria sclerotica (Abb. 5, *Tps.*) ist kräftig entwickelt und enthält die länglich-ovalen Kerne in mehreren Reihen. In ihr heben sich, wahrscheinlich infolge ungleichmäßiger Kontraktion bei der Fixierung, einzelne Bindegewebsfasern sehr stark hervor. Nach der Linse zu wird sie von dem inneren Endothel (*iE.*) begrenzt, welches seinen embryonalen, wahrscheinlich einschichtigen Charakter nicht mehr bewahrt hat, sondern als schmale, aus mehreren Bindegewebsfasern bestehende Schicht auftritt, welche im Sinne der EMERY-BERGERSchen Nomenklatur als Pars subcutanea der Tunica propria sclerotica zu bezeichnen ist.

Das äußere Endothel der inneren Cornea (*äE.*) ist einschichtig. Ihm liegen vereinzelt lockere Bindegewebsfasern an, welche in wenigen,

unregelmäßig grobmaschigen Zügen den Brillenhohlraum (*Brh.*) durchsetzen, um an die äußere Cornea, die Brille, zu gehen, wo sie im Brillendothel (*Bre.*) verankert sind. Dieses ist stellenweise recht kernreich, bewahrt jedoch stets seinen einschichtigen Charakter, wenn es auch durch die angelagerten Bindegewebsfasern des Brillenhohlraums an einzelnen Stellen verstärkt ist. Das Endothel begrenzt die sehr stark entwickelte, kernarme Tunica propria cutanea (*Tpc.*), die eine Fortsetzung des Corium bildet. Sie ist stellenweise durch größere Spaltbildungen stark aufgelockert, welche wahrscheinlich durch die Fixierung entstanden sind. Im medianen Teil wird sie von kleinen Gefäßen durchzogen, die an die Basalmembran der Epidermis herantreten, ohne sie in die Zellen der letzteren vorzuschieben.

Die Epidermis (Abb. 4, *Ep.*) hat sich stellenweise von der Tunica propria cutanea abgehoben. Sie besitzt denselben Bau wie diejenige des Kopfes. Nur ist sie über der Linse etwas dünner und verbreitert sich allmählich nach den Seiten, so daß eine Begrenzung der Brillen gegen die Hautepidermis nicht gebildet ist. Sie besteht aus sechs bis acht Zellschichten, in welchen keine Drüsenzellen und Sinnesknospen liegen. Das Stratum germinativum setzt sich aus flachen, rechteckigen Zellen mit länglich-ovalen, mitunter leicht gelappten, chromatinarmen Kernen zusammen, die in einem feingekörnten Plasma liegen. Zweikernige Zellen, wie sie KARSTEN in der Epidermis des *Periophthalmus*-Auges beschreibt, sind bei *Amblyopus* und auch bei *Trypauchen* nicht zu beobachten. Die dem Stratum germinativum anliegenden intermediären Schichten bestehen aus polygonalen, an den Seiten spitz ausgezogenen Zellen, die mit ihren Enden ineinander greifen. Sie sind sehr plasmaarm; nur um den meist median gelegenen, oft aber auch auf die Seite gerückten Kern ist eine schmale Plasmazone (alveoläres Endoplasma) einwandfrei zu erkennen. Der Exoplasmamantel ist deutlich als Membran ausgebildet, von welcher Plasmodemesmen zu den benachbarten Zellen gehen. Nach dem Rande zu flachen sich die Zellen immer mehr ab. Der Kern wird pyknotisch und ist stellenweise nur noch als unregelmäßiger, mit Eisenhämatoxylin sich schwarz färbender Ballen zu erkennen. Am freien Rande sind die Zellen vollständig zusammengedrückt und wahrscheinlich leicht verhornt, was besonders an einzelnen sich abschilfernden Zellen zu erkennen ist. Ein Cuticularsaum ist an der Deckschicht nicht zu erkennen. Diese schwache Verhornung der Haut ist wohl als Schutz vor Beschädigungen anzusehen, welchen die Tiere infolge ihrer Lebensweise leicht ausgesetzt sind.

Das Ligamentum annulare (*La.*) ist nur sehr schwach ausgebildet, wie es aus Abb. 4 zu ersehen ist. Es besteht aus wenigen dicht nebeneinander gelagerten Bindegewebsfasern, die sich stellenweise maschenartig überkreuzen und große bläschenförmige Kerne enthalten. In dem Bindegewebe befinden sich sehr feine Spalten, welche wahrscheinlich nur als ein durch die Konservierung bedingtes Kunstprodukt anzusehen sind. Sekretkörnchen, wie sie von HIRSCH (1912) und FRANZ (1913) in den maschigen Räumen als Zeichen einer drüsigen Funktion des Ligamentum gefunden wurden, sind in demjenigen von *Amblyopus* und auch *Trypauchen* nicht vorhanden. Dieses würde im Einklang mit den Befunden von KARSTEN an *Periophthalmus* stehen, wo nichts auf eine drüsige Funktion des Ligamentum hinweist. Ebenso fehlen, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Periophthalmus*, in ihm Pigmentzellen. Dagegen treten einzelne Kapillaren auf. Doch sind kleine Gefäße nicht nachweisbar.

Nach der Augenkammer zu wird das Ligamentum annulare von einem stellenweise verdickten Endothel überzogen, dessen mehrschichtiger Charakter nicht einwandfrei festzustellen ist. Es bildet die Fortsetzung des Endothels der inneren Cornea, unter welchem sich einige wohl zum Ligamentum gehörende Bindegewebsfasern cornealwärts ziehen. An der Iris sind die einzelnen Schichten nicht zu erkennen. Zwar hebt sich das Endothel noch deutlich von einer schmalen Bindegewebszone ab. Doch ist die auf sie folgende Schicht vollständig durch Pigment verdeckt, welches ohne schärfere Trennung in das Pigmentepithel der Retina übergeht. Wahrscheinlich besteht sie hauptsächlich aus Bindegewebe und einigen nervösen Elementen. In dem zwischen Sclera und Retina sich befindlichen Raum liegt die Chorioidea als sehr feines Netzwerk, in welchem auch vereinzelt Chromatophoren vorhanden sind, die auf dem Querschnitt nicht deutlich zu erkennen sind. Eine Argentea habe ich an dem mit Susa fixierten Material nicht feststellen können. Wahrscheinlich ist sie nicht vorhanden, was mit den Befunden RITTERS an *Typhlogobius* übereinstimmen würde. Ferner liegt in diesem Raum der schwach entwickelte Chorioidealkörper (*Chk.1*), welcher in der Aufsicht von schwach sichelförmiger Gestalt ist. Er ist auf der oralen Seite geöffnet und umfaßt hier mit einer Spitze den Nervus opticus. Er steht mit den Gefäßen der Chorioidea in Verbindung und mit einem zweiten, sehr mächtig entwickelten Wundernetz (*Chk.2*), dessen feinerer Bau wegen der starken Pigmentierung nicht näher untersucht wurde. Dieses Wundernetz schließt sich mit dem Chorioidealkörper zu einem, den Nervus opticus umgebenden Ring.

Das pigmentartige Wundernetz ist wahrscheinlich dasselbe Gebilde, wie es ausführlicher von KARSTEN bei *Periophthalmus koelreuteri* beschrieben wurde; und das bei anderen Teleosteen noch nicht beobachtet worden ist. Wie weit es bei den *Gobiiformes* verbreitet ist, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Bemerken möchte ich an dieser Stelle nur, daß es in dem Auge von *Gobius panizzae* nicht vorhanden ist.

Die Ausbildung des Chorioidealkörpers wird von J. MÜLLER (1840) und später PLATE (1924) in Zusammenhang mit der Entwicklung der Nebenkieme (Pseudobranchie) gebracht. Diese Ansicht wird von KARSTEN noch dahin erweitert, daß er nur bei solchen Formen vorzukommen scheint, welche eine Nebenkieme besitzen. Trifft diese Anschauung noch teilweise für die *Periophthalminae* zu, da bei den Arten dieser Familie stets eine Pseudobranchie — wenn auch in ihrem Bau stark verändert — vorhanden ist, so ist sie für *Amblyopus* abzulehnen. Denn bei dieser Art sind eine Pseudobranchie oder Reste von ihr überhaupt nicht nachweisbar. Dagegen ist der Chorioidealkörper noch immer ausgebildet, wenn auch nicht so stark wie bei den Gobiiden, die eine gut entwickelte Nebenkieme besitzen. Ferner ist es auffallend, daß es mit der Rückbildung des Umfangs des Chorioidealkörpers zur Ausbildung eines zweiten, pigmentierten Wundernetzes kommt, das am stärksten bei dem keine Pseudobranchie besitzenden *Amblyopus* entwickelt ist.

Um diese Verhältnisse vollständig zu klären, bedarf es jedoch weiterer Untersuchungen an einem umfangreichen Material, so daß ich mich mit diesem Hinweis begnügen möchte.

Die Retina (Abb. 6) ist bei den von mir untersuchten Tieren gut ausgebildet. Ihre einzelnen Schichten sind mit gelegentlichen Ausnahmen der inneren und äußeren Körnerschicht und den inneren, dem Glaskörper anliegenden Schichten gut zu unterscheiden, wie es auch FRANZ annimmt, obwohl er sie wegen nicht guter Konservierung nicht auseinanderhalten konnte.

Das Pigmentepithel (*Pe.*) ist recht stark entwickelt und erreicht stellenweise die halbe Dicke des inneren Retinablattes. Das Pigment ist in Hellstellung vorhanden. Es verdeckt vollständig die Epithelkerne, von welchen mitunter nur an der äußeren Seite kleine unverdeckte Teile zu erkennen sind. Es sendet feine, mit dunkelbraunen Körnchen beladene Fortsätze in die Schicht der Sehzellen, die ungefähr bis in die Mitte reichen. Nur der Nervus opticus und die ihn begleitenden Gefäße werden von einem breiten, distalwärts schmaler werdenden Pigmentmantel umhüllt, der eine Fortsetzung des Pigmentepithels ist.

Diese Fortsätze erstrecken sich teilweise bis in die Schicht der Ganglienzellen, bleiben jedoch auch hier dem Nervus opticus angelagert.

Die Schicht der Sehzellen besitzt, wie es auch FRANZ angibt, nur eine Art lichtperzipierender Elemente. Doch sind sie nicht mit FRANZ als »Zapfen (?)«, sondern als Stäbchen anzusehen, die locker nebeneinander liegen, mitunter sogar durch größere Zwischenräume von den benachbarten Elementen getrennt sind. Die zu ihnen gehörenden Kerne liegen sowohl dicht unter der Membrana limitans externa als auch in

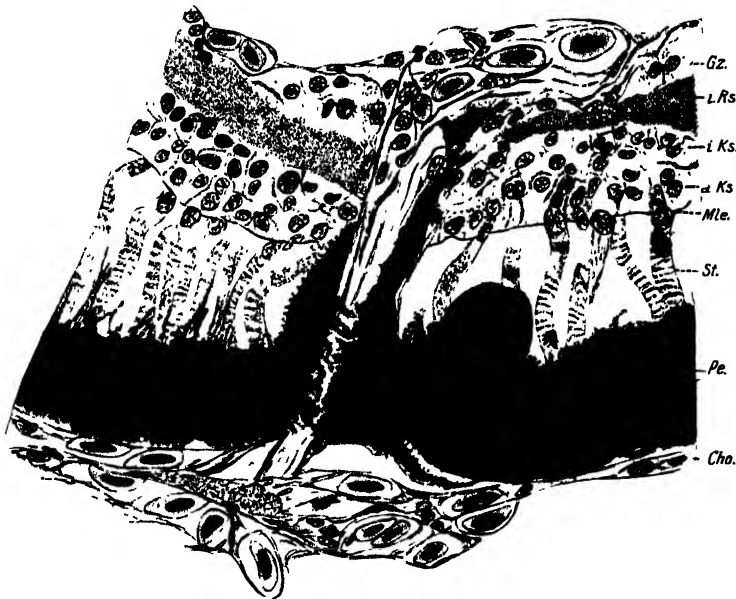


Abb. 6. Querschnitt durch die Retina von *A. brachygaster* an der Durchtrittsstelle des Nervus opticus. Susa, Azan. Vergr. ZEISS. Obj. Öl-Imm 2 mm. Komp. Oc. 10 \times Tblg. 152. Auf $\frac{3}{4}$ verkl. *Ch* Chorioidea, *dRs* und *iRs* äußere und innere Körnerschicht, *Mle* Membrana limitans externa, *Pe* Pigmentepithel, *iRs* innere reticuläre Schicht, *St* Schicht der Stäbchen, *Gz* Schicht der Ganglienzellen.

der äußeren Körnerschicht. Die Kerne sind oval, mitunter fast rund. Das Chromatin ist in ihnen stellenweise in größeren Klumpen angeordnet, manchmal jedoch in ein enges Maschenwerk aufgelöst.

Das Vorhandensein einer reinen Stäbchenretina bei diesen im Dunkeln lebenden Tieren spricht ebenfalls zugunsten der Duplizitätstheorie, die bekanntlich den Stäbchen nur eine Wahrnehmung von Helligkeitswerten zuschreibt. Dieses kommt auch entsprechend der Lebensweise für *Amblyopus* und *Trypauchen* nur in Betracht.

Die Membrana limitans externa erscheint auf 10 μ dicken, mit Eisenhämatoxylin oder Azan gefärbten Schnitten als eine feine dunkle Linie, die stellenweise sehr dünn ist und sogar unterbrochen sein kann.

Die ihr anliegende äußere Körnerschicht (*äKs.*) besteht meistens aus nur zwei, stellenweise auch aus drei Kernlagen. Um die Eintrittsstelle des Nervus opticus und mitunter auch in den seitlichen Teilen der Retina ist sie von der inneren Körnerschicht nicht zu trennen, da die äußere retikuläre Schicht so schwach entwickelt sein kann, daß eine Abgrenzung unmöglich ist. Ebenso können Unterschiede in den einzelnen Arten der Ganglienzellen und der Stützfaserzellen in der inneren Körnerschicht nicht festgestellt werden.

Die innere retikuläre Schicht ist im Vergleich zu der äußeren sehr stark entwickelt. Ihr liegt die Schicht der Ganglienzellen (*Gz.*) an, die von der Opticusfaserschicht nicht immer deutlich abzugrenzen ist. Diese Schichten werden durch die Membrana limitans interna begrenzt, zwischen welcher Kapillaren verlaufen. Sie nehmen ihren Ursprung von der Arteria hyaloidea (*A. centralis retinae*), welche am Sehnerv in das Augeninnere eindringt. Der schmale zwischen der Membrana limitans interna und der Linse gelegene Raum des Glaskörpers ist von Kapillaren durchzogen, zwischen welchen ein feines Netzwerk von Bindegewebsfasern ausgespannt ist.

Die Linse ist sehr groß (Abb. 4). Irgendwelche Degenerationserscheinungen sind an ihr nicht zu erkennen. Sie besitzt im Verhältnis zur Retina dieselbe Größe wie etwa die Linse von jungen *Gobius*-Larven, worauf bereits FRANZ hinweist. Wieweit sie aber bei Jungfischen in Funktion tritt, muß noch nachgewiesen werden.

Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse im Auge der Larven von *Amblyopus* ähnlich wie bei denjenigen von *Typhlogobius*. Bei frischgeschlüpften Larven letzterer Art ist nach EIGENMANN (1909) das Auge anscheinend normal. Den Zeitpunkt des Einsetzens der Rückbildung, die allmählich vor sich zu gehen scheint, konnte er nicht feststellen. Doch konnte RITTER an dem kleinsten der von ihm untersuchten Tiere, das bereits ein sehr kleines Auge besaß, deutlich die Linse noch äußerlich erkennen.

Auch *Trypauchen vagina* zeigt ähnliche Rückbildungserscheinungen des Auges, die teils weiter, teils weniger weit als bei *Amblyopus* vorgeschritten sind.

Die Augenmuskeln fehlen bei dem 14,9 cm langen Tier vollständig. Die Orbitalhöhle wird von großen Gefäßen durchzogen, die einen Teil des Bindegewebes verdrängt haben. Der bindegewebige Teil der Sclera ist stärker als bei *Amblyopus* entwickelt. Sie besitzt in ihrer unteren Zone einen unregelmäßigen Knorpelbecher, der median von einer Öffnung für den Durchtritt des Nervus opticus und der Augengefäße durch-

bohrt wird. Der Nervus opticus ist sehr dünn. Er scheint sich in der Chorioidea leicht aufzufasern. Sein Durchtritt durch die Retina konnte auf 15μ dicken Schnitten nicht festgestellt werden. Die Chorioidea ist sehr schwach entwickelt. Sie liegt als schmales Band dem Pigmentepithel an und enthält nur sehr wenige Gefäße. Ihre Begrenzung nach der Sclera zu ist eine dünne Bindegewebslamelle, die wohl als Rest der Argentea anzusehen ist. Doch fehlen ihr, im Gegensatz zu dem normalen Auge, die Chromatophoren. Von dem pigmentierten Chorioidealkörper sind nur zwei kleine nicht mehr zusammenhängende stark rückgebildete Komplexe zu erkennen.

Das äußere Blatt der Retina, das Pigmentepithel, ist ebenso breit wie dasjenige im normalen *Gobius*-Auge. Es enthält ein dunkelbraunes Pigment in Tagstellung, das ebenfalls feine Fortsätze in die Schicht der Sehzellen sendet und ziemlich locker nebeneinander gelagert ist, so daß stellenweise die Kerne der Epithelzellen gut zu erkennen sind. Die Schicht der Sehzellen scheint auch nur eine Art von Elementen zu besitzen, die wohl ebenfalls als Stäbchen zu deuten sind. Die Membrana limitans externa ist nur an wenigen Stellen der 15μ dicken Schnitte als einheitliche Membran zu erkennen. Gewöhnlich ist sie in feine, kurze Fasern aufgelöst. Die übrigen Schichten der Retina sind ebenfalls nur an solchen Stellen deutlich auseinanderzuhalten, an welchen die Körnerschichten, besonders die inneren, stärker entwickelt sind. Die äußere Körnerschicht ist als besondere Lage nur im rechten Auge festzustellen, im linken wird sie durch ganz schmale Bezirke nervöser Substanz angedeutet. Meistens ist eine, mehrere Lagen umfassende Schicht von Kernen vorhanden, die das innere Blatt, mit Ausnahme der Schicht der Sehzellen, säulenförmig durchsetzen und an ihrer inneren Seite, in der Region der Ganglienzellen, von wenigen Kapillaren durchzogen werden. Eine Trennung der Schicht der Ganglienzellen und der inneren Opticusfasern ist überhaupt nicht möglich, wozu besonders die einzelnen in dieser Region liegenden Kapillaren beitragen. Die Membrana limitans interna tritt als Membran nur stellenweise deutlich hervor.

Ein Ligamentum annulare fehlt vollständig. Die Iris ist sehr klein und mit dem vom Pigmentepithel herrührenden Teil mit dem inneren Rande verklebt, vielleicht sogar verwachsen. Die Linse ist kleiner als diejenige von *Amblyopus*. Doch sind auch an ihr keine Degenerationserscheinungen zu erkennen.

Die innere Cornea, die keine Besonderheiten aufweist, und die Brille sind ebenfalls deutlich getrennt. Die unter dem Brillenepithel liegende Coriumschicht, die Tunica propria cutanea, ist stark durch-

blutet. Die Epidermis ist im Vergleich zu den benachbarten epidermalen Bezirken nicht verschmälert. Auf der Oberfläche ist sie mehrere Male leicht unregelmäßig ausgebuchtet. Das Stratum germinativum hebt sich deutlich von den übrigen Schichten ab. Letztere bestehen nur aus sehr großen, blasigen Zellen mit kleinen Kernen, deren Exoplasmasäume durch Interellularbrücken verbunden sind. Nach dem Rande zu werden diese Zellen kleiner und von einer schmalen, aus mehreren Zellschichten sich zusammensetzenden Decklage begrenzt. Diese besteht aus kleinen, mit feingekörntem Plasma gefüllten Zellen, deren länglich-ovale, unregelmäßig ausgebuchtete Kerne häufig median liegen. Die eigentliche Deckschicht wird aus prismatischen bis kubischen Zellen gebildet, deren freier, unregelmäßiger Rand leicht verdickt ist. Bemerkenswert ist ferner, daß in dieser Decklage über dem Auge vereinzelt Schleimzellen und einige kleine Sinnesknospen liegen, wie sie sich auch auf allen übrigen Teilen der Haut vorfinden.

Ähnliche Rückbildungserscheinungen des Auges sind bei *Typhlogobius californiensis*, einem ebenfalls zu den Gobiiformes gehörenden Knochenfisch zu beobachten, wie es durch die ausführliche Arbeit RITTERS (1893) dargelegt worden ist.

Nach EIGENMANN (1909) halten sich diese stets im Wasser lebenden Tiere in Krabbenhöhlen unter den Felsen bei Point Loma auf. An dieser Stelle verlassen sie nur sehr selten ihre Verstecke. Mitunter sind sie auch im Sande eingegraben anzutreffen.

Entsprechend ihrer unterirdischen Lebensweise sind die ausgewachsenen Tiere fast farblos. Die Schuppen fehlen gänzlich, und die erste Rückenflosse ist stark rückgebildet. Die Augen sind bei den größten Tieren nur als schwarze Flecken sichtbar. Sie sind mit einer dicken Epidermis bedeckt, die sich nicht von derjenigen des Kopfes in ihrer Dicke unterscheidet. Das Corium hat im Vergleich zu den jungen Tieren beträchtlich an Umfang zugenommen. Die Brille und die innere Cornea sind nach der Abbildung von RITTER zu urteilen, im mittleren Teil zu einer einheitlichen Schicht verschmolzen, während an den Seiten größere, vielleicht durch die Konservierung bedingte Hohlräume vorhanden sind. Die Argentea, die Lamina suprachorioidea, der Processus falciformis und der Glaskörper fehlen. Die Chorioidea ist sehr schwach entwickelt; der Chorioidealkörper ist vollständig mit Pigment bedeckt. Dasselbe ist an der Iris zu beobachten, an welcher bei einigen Tieren eine schmale zellige Region, wahrscheinlich das Ligamentum annulare beobachtet werden konnte. Das Pigmentepithel ist im Verhältnis zu der gesamten Retina sehr dick. Die Sehschicht enthält nur Stäbchen. Die äußere

retikuläre Schicht kann mitunter so schwach entwickelt sein, daß die beiden Körnerschichten nicht zu trennen sind. Der Nervus opticus ist ziemlich dünn und in seinem Verlauf durch die Retina von einem Pigmentmantel umgeben. Die Augenmuskeln sind schwach entwickelt. Bemerkenswert ist ferner, daß RITTER bei einem ausgewachsenen Tier das Fehlen der Linse feststellen konnte. Doch waren Abänderungen in der Retina im Vergleich zu den anderen Individuen nicht vorhanden.

Vergleicht man nun das Auge von *Typhlogobius* mit demjenigen von *Trypauchen* und *Amblyopus*, so ergibt sich, daß ähnliche Umweltbedingungen ähnliche Veränderungen in seinem Bau hervorgerufen haben. Nur ist an den von mir untersuchten Tieren nie der vollständige Schwund der Linse festzustellen. Deshalb wäre es wünschenswert, voll ausgewachsene Individuen dieser Art zu untersuchen, weil GÜNTHER (1861) für die größten Tiere eine Länge von 14 Zoll angibt.

Von besonderem Interesse wäre aber noch die Untersuchung von Jungfischen dieser Art. Denn zahlreiche *Gobiiformes* besitzen planktonisch lebende Larven, die erst durch eine Metamorphose ihre endgültige Gestalt erreichen und dann zum Leben in flacheren Gewässern übergehen. Vielleicht könnten die Verhältnisse bei *Amblyopus* ähnlich liegen, was sogar bei *Typhlogobius* nach den von EIGENMANN gegebenen Abbildungen von Jugendstadien und von einem ausgewachsenen Tier sehr wahrscheinlich ist.

Bei diesen Arten müßte also sekundär, in diesem Falle erst nach der Metamorphose, wenn die Tiere ihre Lebensweise im Schlamm aufnehmen, die Umbildung bzw. Rückbildung des Auges einsetzen, was in Parallele zu den von EGGERT (1927) bei der parasitischen Assel *Cymothoa* beschriebenen Verhältnissen stehen würde. Nur setzt dieser Vorgang bei letzterer erst bei geschlechtsreifen Tieren ein, während er bei den *Gobiiformes* in der progressiven Phase, vielleicht schon kurz nach Beendigung der Metamorphose, seinen Anfang nehmen könnte.

Ist durch das Leben im Schlamm eine teilweise Rückbildung des Auges eingetreten, so ergibt sich andererseits die Frage, ob diese Verminderung des Sehvermögens zu einer Kompensation durch besondere Ausbildung anderer Sinnesorgane geführt hat. Denn nach HESSE (1924) geht der Verlust der Sehorgane bei den unterirdisch lebenden Tieren, ganz ähnlich wie bei den Bewohnern der Tiefsee, mit einer stellvertretenden stärkeren Ausbildung anderer Sinnesorgane Hand in Hand. Zur Klärung dieser Frage wurden, als bei diesen Fischen am naheliegendsten, die Hautsinnesorgane untersucht.

Bei *Amblyopus* und bei *Trypauchen* sind zwei verschiedene Arten von Hautsinnesorganen vorhanden. Einmal normale Seitenorgane, wie sie auch bei den *Bole*- und *Periophthalmus*-Arten (HARMS 1929) und anderen *Gobiiformes* zu beobachten sind, und ferner die nur am Kopfe in besonderen Reihen angeordneten großen Sinnesknospen.

Die normalen Seitenorgane sind ziemlich klein und kommen nur im Deckepithel der Epidermis vor. Sie sind den Seitenorganen der Amphibien sehr ähnlich. Auf ihren feinen Bau soll nicht näher eingegangen werden, da sie auch bei vielen anderen *Gobiiformes* vorkommen und bei *Amblyopus* und *Trypauchen* nicht zahlreicher als bei diesen sind und deshalb für die Fragestellung keine Bedeutung besitzen.

Dagegen verdienen eine ausführlichere Beschreibung die nur am Kopfe liegenden größeren Sinnesknospen, deren Bau bei *Amblyopus* von denen bei *Trypauchen* wesentlich abweicht. Sie sind bei diesen Tieren in artcharakteristischen Reihen angeordnet, welche als Wülste oder Platten aus der Haut hervorragen oder in ihr vollständig verborgen sein können.

Bei *Amblyopus* sind die an der vorderen Seite des Kopfes sich befindlichen Sinnesorgane in länglich-ovalen Platten angeordnet, welche als dentale Platten bezeichnet werden sollen (Abb. 2, *dPl.*). Ihre Zahl beträgt auf jeder Seite sechs bis sieben. Diesen Platten schließt sich an den Seiten, in der Höhe des Mundwinkels beginnend, ein langer, am hinteren Ende dorsalwärts gebogener Wulst (*uW.*) mit Sinnesknospen an. Er wie auch die dentalen Platten werden von Zweigen des Ramus hyoideus VII innerviert und erhalten das Blut von den Ästen der Arteria mandibularis. Der dem Munde parallel laufende orale Wulst (*oW.*) biegt ventralwärts etwas nach hinten um und reicht bis zum unteren Wulst. Er wird, ebenso wie die beiden hinter ihm liegenden kurzen Wülste vom Ramus buccalis VII innerviert. Die Blutversorgung geschieht durch Äste, die von der Arteria orbito-nasalis ausgehen. Dieses Feld wird caudalwärts durch die orbitalen Wülste (*orb.W.*) begrenzt. Der dorsale beginnt am Auge und zieht sich auf der oberen Seite des Kopfes nach hinten, während der andere Teil ventralwärts geht und in der oberen Hälfte ebenfalls nach hinten umbiegt. Der untere orbitale Wulst steht fast senkrecht zu ihnen und erstreckt sich bis zum unteren Wulst. Diese orbitalen Äste werden vom Ramus lateralis V innerviert und von einem Ast der Arteria orbito-nasalis mit Blut versorgt. Dem oberen orbitalen Wulst schließen sich die Wülste der otischen Region (*otW.*) an, welche von Ästen des Nervus facialis innerviert werden, das Blut jedoch von der Carotis externa erhalten.

Die in diesen Wülsten dicht hintereinander gelagerten Sinnesknospen (Abb. 7) durchsetzen die Epidermis in ihrer gesamten Dicke. Während sie in den dentalen Platten etwas eingesenkt sind, so daß sie von drei bis vier epidermalen Zellschichten bedeckt werden, durch welche ein feiner, trichterartiger Kanal zu den Enden der Sinneszellen führt, liegen sie in den übrigen Wülsten frei an der Oberfläche. Sie sind von einer breiten Lage von Mantelzellen (RITTER, *Maz.*) umgeben, die in zahlreichen Schichten die Sinnesknospe zwiebelschalenartig einhüllen. Es sind langgestreckte polyedrische Zellen, deren länglich-ovale

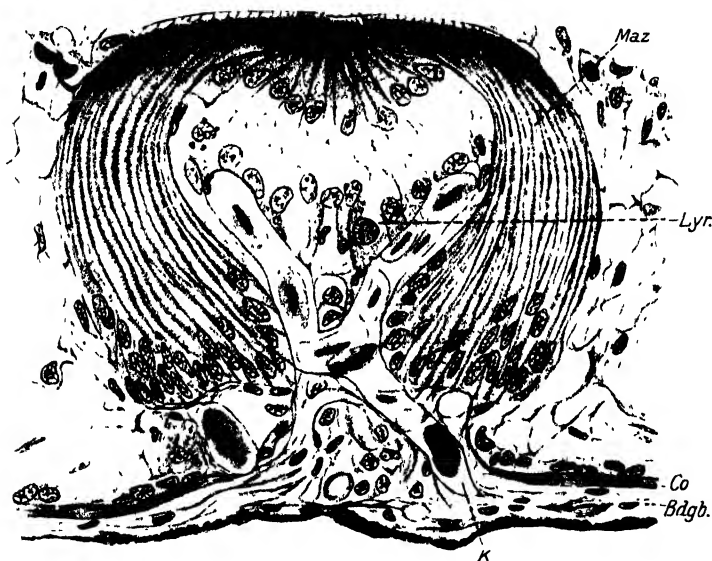


Abb. 7. Querschnitt durch eine Hautsinnesknospe von *A. brachygaster*. Susa. Azan. Vergr. ZEISS Obj. 01-Imm. 2 mm, Komp. Oc. 10 \times , Tblg. 152. Auf $\frac{1}{2}$ verkl. Bdgh Bindegewebe, Co Corium, K Kapillare, Lyr Lymphraum, Maz Mantelzellen.

Kerne an der Basis liegen. Die Nucleolarsubstanz ist in den meisten Kernen netzartig über das Chromatingerüst verstreut. Das Plasma ist feingekörnt. Doch liegen die Körnchen häufig nur an der Zellmembran, so daß median eine fast homogene Zone entsteht. Im distalen, an der Oberfläche liegenden Teil ist das Plasma dunkler und mit feineren oder größeren Körnern gefüllt. Doch konnte in diesem Abschnitt eine Sekretbildung und auch der Austritt desselben nicht beobachtet werden, so daß eine sezernierende Tätigkeit der Mantelzellen wohl nicht in Frage kommt. Am freien Rande werden die Mantelzellen von einem cuticulaähnlichen Saum begrenzt, in welchem eine feinere Struktur nicht zu erkennen ist. Unter ihm liegt in jeder Zelle ein halbmondförmiges, vakuolenartiges Gebilde, dessen Natur nicht festgestellt werden konnte.

Innerhalb dieses Mantels befindet sich der eigentliche Sinnesapparat, dessen Sinneszellen sich distalwärts verschmälern und in einer flachen Vertiefung mittels feiner Sinnesstifte mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Im basalen Teil liegen zahlreiche, nicht deutlich abgrenzbare Zellen, deren Natur nicht einwandfrei festzustellen ist. Wahrscheinlich handelt es sich um weitere Sinneszellen, da ihr Kern denselben Bau besitzt wie diejenigen der eigentlichen Sinneszellen. Vielleicht sind auch vereinzelte Stützzellen und sogar Wanderzellen (Lymphocyten?) vorhanden, da in dem basalen Teil dieses Komplexes einige Lymphräume (*Lyr.*) auftreten. Neben diesen und dem Nerv geht ferner in die Sinnesknospe eine Kapillare (*K.*), die sich in mehreren Ästen korbartig um den basalen Teil der Sinnesknospe legt. In den Hilus ragt noch ein Bindegewebskomplex hinein, der in Verbindung mit dem unter dem Corium (*Co.*) liegenden lockeren Bindegewebszügen (*Bdgb.*) steht. Das Corium ist in dieser Papille sehr schmal und legt sich im distalen Teil als feine Lamelle an die Intima der Kapillare.

Das Vorhandensein ähnlicher Sinnesknospen beschreibt RITTER bei *Typhlogobius californiensis*. Er bezeichnet den basalen Teil in der Sinnesknospe als »non-nucleated tract between sense cells and mantle cells«, obwohl er selbst in diesem Bezirk mehrere Kerne gezeichnet hat. Ebenso findet er, daß im mittleren Teil der Unterkieferreihe diese Sinnesknospen eingesenkt sind und mit einem feinen Kanal nach außen münden, während andere in der Unterkieferreihe mit dem Sinnesapparat direkt frei an der Oberfläche liegen wie bei *Amblyopus*. Leider untersuchte er nicht näher die regionale Anordnung dieser beiden Papillen. Er nimmt nur an, daß die eingesenkten Papillen sich einfach infolge ihrer Kontraktionsfähigkeit in die Epidermis zurückgezogen haben, obwohl er die Ausbildung einer diesem Zwecke dienenden Muskulatur oder andere Einrichtungen nicht nachweisen konnte.

Ob bei *Typhlogobius* ein Zurückziehen der Sinnesknospen möglich ist, ist nach den Angaben RITTERS nicht zu entscheiden. Für *Amblyopus* ist jedoch nach meinen Befunden diese Ansicht ganz und gar abzulehnen. Vielmehr muß man annehmen, daß am vorderen Teil des Unterkiefers die Sinnesknospen, die besonders an den dentalen Leisten bei der Fortbewegung durch den Schlamm Verletzungen ausgesetzt sind, zu ihrem Schutz in der Haut verborgen sind. Für die Annahme, daß die Sinneszellen zurückgezogen bzw. an die Oberfläche der Haut vorgeschoben werden können, ist histologisch kein Beweis zu erbringen.

Die großen Sinnesknospen von *Trypauchen* dagegen sind gegenüber den bei *Amblyopus* beschriebenen abweichend gebaut. Sie sind in der Haut verborgen, so daß besondere Hautwülste nicht gebildet werden.

Die Sinnesknospe (Abb. 8) liegt in der Epidermis in einer großen Höhle, deren Basis von dem Corium (*Co.*), die Wände von epidermalen Zellen gebildet werden. Diese Höhle steht mittels eines in der Mitte des epidermalen Daches durchbrechenden Kanals mit der Außenwelt in Verbindung. Ob sie beim lebenden Tier mit Wasser oder irgendeiner von den Zellen ausgeschiedenen Flüssigkeit gefüllt ist, kann am konservierten Material nicht festgestellt werden. Doch deuten Sekretreste (*Skr.*), in welchen vereinzelt zellige Elemente (Lymphocyten?) liegen, auf die Anwesenheit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit hin. Die an den

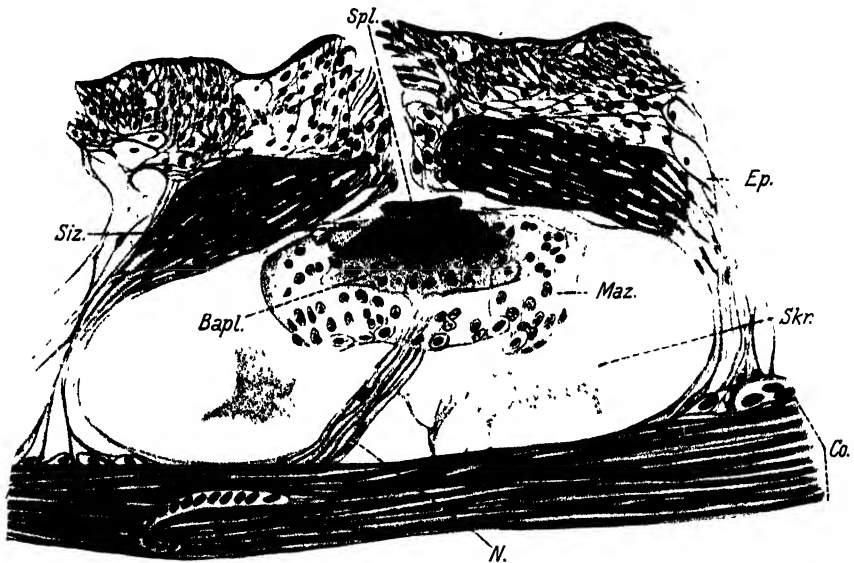


Abb. 8. Querschnitt durch eine Hautsinnesknospe von *Trypauchen vagina*. Aus zwei nebeneinander liegenden Schnitten kombiniert. SUSA, AZAN. Vergr. LEITZ Obj. 7, ZEISS Komp. Oc. 7 X, Tblg. 152, Auf $\frac{2}{3}$ verkl. *Ep* Epidermis, *Bapl* basaler, aus Stütz- und Sinneszellen sich zusammensetzender Teil der Sinnesplatte. *Co* Corium, *Maz* Mantelzellen, *N* Nerv, *Spl* Sekretplatte, *Siz* Sinneszellen, *Skr* Sekret.

Seiten dieser Höhle sich befindenden epidermalen Zellen sind langgestreckt und enthalten ein fast homogenes Plasma, von dem sich das Exoplasma membranartig abhebt. An den das Dach bildenden Zellen ist der Exoplasma mantel bedeutend verstärkt und drängt das Endoplasma auf einen kleinen Raum zusammen, in welchem median oder peripher der Kern liegt. Ebenso sind die Zellen dieser Region bedeutend kürzer und in der Mitte horizontal, an den Seiten etwas schräg nach unten gerichtet. Diese Zellschicht wird an dem in den Hohlraum führenden Kanal und an der freien Seite von kleineren, blasenartigen Zellen mit schmalen Exoplasma mantel eingehüllt. Nach dem Rande zu werden diese Zellen immer kleiner und unregelmäßiger; ihr Endoplasma

färbt sich bedeutend stärker als dasjenige der langgestreckten basalen Zellen, und ihr Kern zeigt vereinzelt Anzeichen einer Degeneration.

Die Sinnesknospe ist an dem Dach dieser Höhle mit feinen Fasern derart aufgehängt, daß die Sinneszellen direkt unter der Öffnung des die Epidermis durchbohrenden Kanals zu liegen kommen. Der durch das stark entwickelte Corium in die Höhle eintretende Nerv (*N.*) wird von Kapillaren begleitet, und liegt zunächst frei bzw. von Flüssigkeit umgeben in der Höhle, bevor er in die in ihrem oberen Teil gelegene Sinnesknospe eintritt. Er durchzieht auf geradem Wege die Schicht der Mantelzellen (*Maz.*) und geht zu den Sinneszellen, während die Kapillaren sich an der Basis der Sinnesknospe verzweigen und nicht, wie bei den Sinnesknospen von *Amblyopus*, mit dem Nerv an die Sinnesplatte herantreten. Die Mantelschicht, welche den Komplex der Sinneszellen sowohl basal als auch seitlich umgibt, besteht aus polyedrischen Zellen, die in einem hellen, schwach gekörnten Plasma einen großen Kern besitzen, welcher entsprechend der Form der Zelle rund bis länglich-oval, mitunter sogar leicht gelappt ist. An der eigentlichen Sinnesplatte können wieder zwei Lagen unterschieden werden. Die äußere Lage enthält die langgestreckten, ein fein gekörntes Plasma aufweisenden Sinneszellen (*Siz.*), die mit feinen Sinnesstiften enden. Diesen liegt scheibenartig ein homogenes Sekret (*Spl.*) auf, das sich mit Azan tiefblau färbt, aber keinen mucinhaltigen Schleim darstellt. Der Kern der Sinneszellen ist meistens rund und liegt mit wenigen Ausnahmen basal. Der basale Teil der Sinneszellen (*Bapl.*) besteht sowohl aus Sinnes- als auch aus Stützzellen, die nicht scharf auseinanderzuhalten sind. Lymphräume, wie bei *Amblyopus*, sind in dieser Region nicht vorhanden.

Sowohl bei *Trypauchen* als auch bei *Amblyopus* treten also an den Sinnesknospen die Mantelzellen wie auch die einer basalen Platte aufsitzen den Sinneszellen auf. Nur besitzen sie entsprechend der Lage der Sinnesknospen eine verschiedene Gestalt.

Über die Funktion dieser Sinnesknospen konnten keine Untersuchungen ausgeführt werden. Wahrscheinlich dienen sie zur Wahrnehmung des Druckes. Doch käme für sie auch eine Funktion als Geschmacksorgan in Betracht.

Bezüglich der Frage, ob die Sinnesknospen infolge der Herabsetzung des Sehvermögens eine besondere Ausbildung erfahren haben, ist zusammenfassend zu bemerken, daß ähnliche Sinnesknospen wie bei *Amblyopus* und *Typhlogobius* auch bei *Lepidogobius* (RITTER), einem im freien Wasser lebenden Gobiiden, vorkommen. Bei dieser Art sind sie sogar zahlreicher als bei *Typhlogobius*, so daß RITTER zu dem Ergebnis

kommt, daß sie bei letzterer mit der Verminderung des Sehvermögens sogar an Zahl abgenommen haben. Für *Amblyopus* trifft dieser Schluß nur insoweit zu, als sie sich wahrscheinlich nicht vermehrt haben. Vielmehr scheint ihre Zahl im Vergleich zu *Lepidogobius* dieselbe geblieben zu sein, wenn auch ihre Lage durch Änderungen im Bau des Schädels und Verlagerung des Mundes eine andere geworden ist. Dasselbe gilt auch für die Sinnesknospen von *Trypauchen*. Doch scheinen sie, nach der bisherigen Kenntnis der Sinnesknospen bei den *Gobiiformes* zu schließen, nur auf diese Familie, vielleicht sogar auf diese Art beschränkt zu sein, was aber an einem umfangreicheren Material noch nachgeprüft werden müßte.

Angeführte Literatur.

- BERGER, E., 1883: Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. 7.
- BRAUER, A., 1908: Die Tiefseefische. II. Anat. Teil. In: Wissensch. Ergebnisse d. deutschen Tiefsee-Expedition; herausg. v. C. CHUN. Jena.
- CHAPPUIS, P., 1927: Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. In: A. THIENEMANN: Die Binnengewässer. Stuttgart.
- EGGERT, B., 1927: Beitrag zur Rückbildung der Augen bei der Isopoden-Familie Cymothoa. Zool. Anz. Bd. 73.
- EIGENMANN, C., 1909: Cave vertebrates of America. A study in degenerative evolution. Washington.
- FRANZ, V., 1913: Sehorgane. In: OPPEL: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 7. Jena.
- GÜNTHER, A., 1861: Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the collection of the British Museum. Bd. 3. London.
- HARMS, W., 1914: Über die Augen der am Grunde der Gewässer lebenden Fische. Zool. Anz. Bd. 44.
- 1929: Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption. I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.
- HESSE, R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- HIRSCH, J., 1912: Über das Gehirn, Rückenmark und Augen der Varietäten des Goldfisches (*Carassius auratus*). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 35.
- KARSTEN, H., 1923: Das Auge von *Periophthalmus koelreuteri*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 59.
- MÜLLER, J., 1840: Über Nebenkiemen und Wundernetze. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. Bd. 7.
- PLATE, L., 1924: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. 2. Jena.
- RITTER, W., 1893: On the eyes, the integumentary sense papillae, and the integument of the San Diego blind fish (*Typhlogobius californiensis* STEINDACHNER). Bull. Mus. of Comp. Zool. Bd. 24.

Das urogenitale Organ von *Oligacanthorhynchus taenioides* (Dies.), ein neuer Nephridialtypus bei den Acanthocephalen.

Von

Dr. A. Meyer¹.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
A. Einleitung	88
B. Das urogenitale Organ	90
a) Der genitale Bestandteil: Uterusglocke, Uterus und Vagina . . .	91
b) Das Nephridialorgan	92
c) Der feinere Bau der Nephridialkapsel	93
d) Zur Histophysiologie des Nephridialorgans	96

A. Einleitung.

Einer der eigenartigsten Organisationsbestandteile der Acanthocephalen ist der im weiblichen Geschlecht vorkommende Eiapparat, Uterusglocke und Uterus, durch dessen peristaltische Kontraktionen die flottierenden Eier aufgeschluckt und ausgeleitet werden können. Wenn man von den untergeordneten Verschiedenheiten desselben bei den einzelnen Genera absieht, so verbleiben zunächst zwei Typen; diese unterscheiden sich aber nicht so sehr durch den Bau selbst, als vielmehr durch die Art und Weise, wie dieses Organ zum Leibeshohlraum in Beziehung gesetzt ist: Bei dem ersten Typus endigt die Uterusglocke mit einem freien Rande im Leibeshohlraum und die Eier flottieren frei im ganzen Körperraum. Beim zweiten Typus sind die Eier in zwei den Körper längs durchziehende Schläuche, Ligamentsäcke, eingeschlossen (einen dorsalen und einen ventralen), und die Uterusglocke geht am Rande ihrer beiden Öffnungen, der vorderen und der hinteren (meist

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

ventralen, selten dorsalen) in die Wandung der beiden Ligamentsäcke über. Der letztere Typus ist nun unstreitig der für allgemeine Fragen wichtigere, nämlich bedeutsam für die Aufhellung der Herkunft dieses rätselhaften Organes und der Acanthocephalenorganisation insgesamt. Diese Erkenntnis hat sich erst in den letzten Jahren unter dem Nachdrucke anderweitiger Untersuchungen (A. MEYER 1928) allgemein durchsetzen können.

Es gab zwar schon vorher ein Faktum, welches die Primitivität und phyletische Bedeutung jenes zweiten Typus demonstrierte, nämlich das Vorkommen eines protonephridialen Organes in Verbindung mit der Uterusglocke beim Riesenkratzer aus dem Schwein (KAISER 1893). Aber die Isoliertheit dieses Fundes und die abgeleitete Stellung des Wirtes brachten es mit sich, daß man dieses Organ als eine Neubildung ansah und dadurch seiner tieferen Bedeutung entkleidete. SCHEPOTIEFF (1908) hat die Entdeckung KAISERS überprüft und bestätigt, aber zum Unterschied von diesem die phyletische Bedeutung durchaus richtig erkannt und auf die Beziehungen der Acanthocephalen zu den Priapuliden hingewiesen. SCHEPOTIEFF hat auch drei andere Arten in dieser Hinsicht untersucht mit dem Ergebnis, »daß nur bei der einzigen Art *Echinorhynchus gigas* Excretionsorgane vorhanden sind«. Die Bestätigung der Isoliertheit dieses Vorkommens durch SCHEPOTIEFF und der Umstand, daß von diesem Autor der Nachweis excretorischer Funktion nicht erbracht werden konnte, hielt aber weiterhin den Verdacht rege, es könnte sich um eine Neubildung oder wenigstens eine vorwiegend im Dienst der Geschlechtsfunktion stehende Bildung handeln.

Nach den neuesten Untersuchungen von L. TRAVASSOS (1917) hatte es nun noch mehr den Anschein, daß bei den Acanthocephalen die obigen protonephridialen Organe allgemein fehlten. Denn obwohl TRAVASSOS gerade die dem Riesenkratzer (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) nächststehenden Genera und Subfamilien (insbesondere Südamerikas) untersuchte und zur systematischen Charakterisierung der Arten auch die Uterusglocke berücksichtigte, gibt er dennoch keine einzige Angabe über protonephridiale Organe. —

Bei eigenen Untersuchungen, die vornehmlich unter histophysiologischem und systematisch-phylogenetischem Gesichtspunkte stehen, habe ich nun bereits bei zwei Genera protonephridiale Organe gefunden, die der Uterusglocke vorne links und rechts in der Gestalt polsterförmiger, traubiger Gebilde ansitzen und mit dieser zusammen einen Komplex darstellen, den man wohl am passendsten als urogenitales Organ zu bezeichnen hat. — Von den beiden Genera ist das eine neu,

Nephridiorhynchus nov. gen., *Nephridiorhynchus major* (BREMSE 1811) aus dem europäischen Igel, und sein protonephridiales Organ stimmt weitgehend mit dem bekannten vom Riesenkratzer überein, indem es aus zahlreichen sich wiederholt gabelnden Kanälen besteht, an deren Enden die Kölbchen mit der Wimperflamme liegen. Das andere Genus ist *Oligacanthorhynchus*, Spec. *taenioides* (DIES. 1851) aus dem südamerikanischen Schlangenhalsstorch *Cariama cristata* (L.). Das protonephridiale Organ dieser Art ist von besonderem Interesse erstens, weil es einen neuen histologischen Typus darstellt, zweitens weil dadurch die Frage der Funktion dieser Organe ihrer Lösung näher gebracht wird.

Gleichmäßig verbreitet ist das Vorkommen des protonephridialen Organes indessen nicht; bei *Hamanniella microcephala* (RUD.) und einer *Prosthenorchis* spec., zwei Genera, welche nahe bei *Nephridiorhynchus* und *Macracanthorhynchus* stehen, war die Untersuchung negativ.

Durch die neuen Funde eines protonephridialen Organes verliert nun das Vorkommen bei *Macracanthorhynchus* die bisherige Singularität! Die von SCHEPOTIEFF geäußerte Forderung, dem *Macracanthorhynchus* eine Sonderstellung im Acanthocephalensystem zu geben, wird dadurch hinfällig. Das protonephridiale Organ kann nun mit weit größerer Sicherheit als ein typischer, und zwar ancestraler Bestandteil der Acanthocephalenorganisation angesehen werden. Nicht minder wichtig erscheint mir die Erkenntnis, die sich aus den neuen Funden für die allgemeine Stoffwechselphysiologie der Acanthocephalen ergeben muß.

Das Untersuchungsmaterial ist Eigentum des Zoologischen Museums der Universität Berlin, an dessen Leitung hiermit der Dank für die Erlaubnis der (noch fortzusetzenden) Untersuchung der ganzen Sammlung ausgesprochen sei. Die Erhaltung des vor langer Zeit gesammelten Exemplares von *Oligacanthorhynchus taenioides* muß als eine erstaunlich gute bezeichnet werden; dies geht wohl aus dem Folgenden am deutlichsten hervor.

B. Das urogenitale Organ.

Das urogenitale Organ von *Oligacanthorhynchus taenioides* liegt im Hinterende des spiralig gerollten Körpers (Abb. 1) und setzt sich zusammen aus zwei Bestandteilen:

- a) Der genitale Bestandteil, bestehend aus Uterusglocke, Uterus und Vagina.
- b) Der nephridiale Bestandteil, bestehend aus Nephridialkapsel, Nephridialkanal und Nephridialsack mit Porus (siehe Abb. 2).

a) Der genitale Bestandteil: Uterusglocke, Uterus und Vagina.

Diese Teile sind durchaus von der typischen Gestaltungsweise. Die Uterusglocke ist ein mit muskulöser Wand versehenes Rohr, welches nach vorne mit dem dorsalen Ligamentsack kommuniziert; die Wand des letzteren, ebenso die des ventralen, ist eine dünne fibrillendurchsetzte Membran. Dieses Muskelrohr ist ein zweizelliges Syncytium; die Kerne liegen vorne lateral. Die Fibrillen verlaufen zirkulär, so daß die Tätigkeit in abwechselnder Einschnürung und Ausweitung der Glocke besteht. Die Einschnürung verläuft wohl hier ebenso wie bei den Uterusglocken der Fisch-Acanthocephalen peristaltisch von oben nach unten.

Im Grunde der Glocke (basal) entspringen die zwei seitlichen Glockentaschen, blindsackförmige Ausbuchtungen von derselben Wandstruktur wie die Glocke

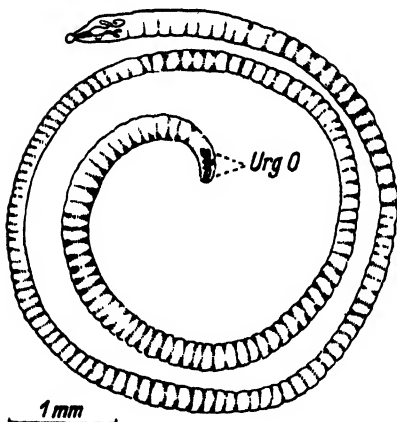


Abb. 1.

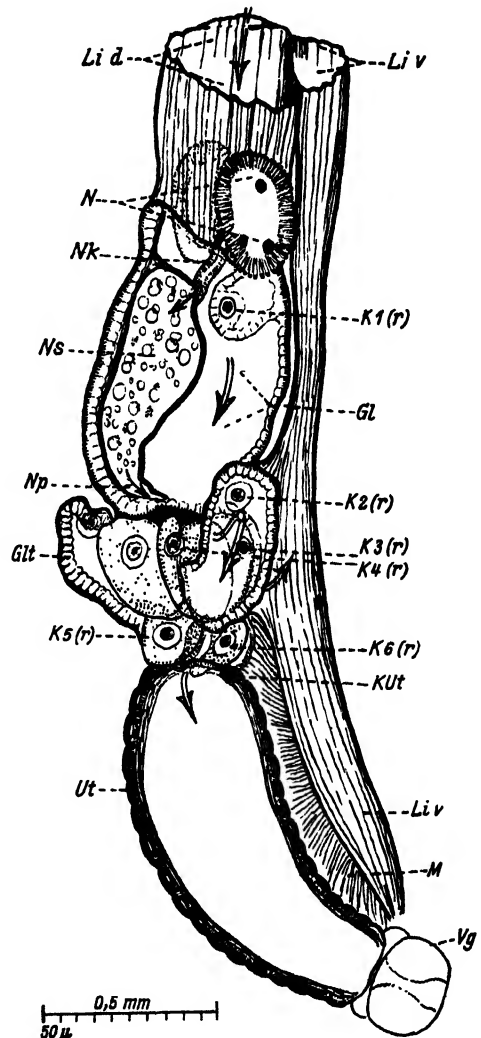


Abb. 2.

Abb. 1. *Oligacanthorhynchus taenioides* (DIESING) ♀. Urg O Urogenitales Organ.

Abb. 2. Urogenitales Organ von *Oligacanthorhynchus taenioides* (DIES.). Lid, Liv dorsaler, ventraler Ligamentsack. N Nephridialkapsel, Nk Nephridialkanal, Ns Nephridialsack mit Excretmaterial. Np Nephridialporus, Gl Uterusglocke, Glt Glockentasche (links und rechts). Ut Uterus, Vg Vagina, K₁—K₆ Kerne der einzelnen Bestandteile des Uterusglockenapparates, KUt Uteruskern, M Membran. Nach einem Totopräparat (ebenso die folgenden Abbildungen), Ansicht von rechts-dorsal; die Doppelpfeile bezeichnen den Weg der Eier, die einfachen Pfeile bezeichnen den Weg der Excrete.

und mit je einem Kern, oben in der medianen Wand. Die Achse hingegen ist eingenommen von vier großen plasmatischen Zellen, die ungefähr gleichgroß und disymmetrisch angeordnet sind. Das ventrale Zellenpaar bildet aber zum Unterschied vom dorsalen eine Öffnung, die vorne vom Hinterrand der Uterusglocke begrenzt wird. Die Lagebeziehung der seitlichen Glockentaschen ist eine solche, daß ihr Lumen durch einen freien Lückenraum seitlich von den vier zentralen Zellen mit dem Glockenraum kommuniziert; dies ist auch der Weg, den die auszuleitenden Eier nehmen müssen; sie können hierbei aber ventralwärts abirren und gelangen dann durch die obengenannte Öffnung in den ventralen Ligamentsack (siehe die Doppelpfeile in Abb. 2). Auf die vier großen centralen Zellen folgen vier kleinere, von denen die beiden ventralen so ausgehöhlt sind, daß sie, jede für sich, einen kanal förmigen Gang bilden, welcher von der Glockentasche in den Uterus führt. Diese Uterusgänge sind so eng, daß sie anscheinend nur von solchen Eiern passiert werden können, welche auf Grund ihrer Schalen (das sind die geburtsreifen) fest genug sind, um sich, gepreßt von den Glockentaschen, durchzwängen zu können.

Daran schließt der Uterus an, ein ventral gebogenes Rohr, das sich peripheriewärts etwas verengt. Die Wand besteht aus einer inneren plasmatisch-fibrillären Schicht und einer äußeren Ringmuskelschicht mit zwei Kernen am oberen Ende. Außen ventral inseriert eine Membran, die vom ventralen Ligamentsack herkommt.

Der peripherste Teil ist die Vagina, bestehend aus Drüsenzellen und plasmatischen, aber mit zirkulären Fibrillen versehenen ringförmigen Zellen. (Dieser Teil verblieb bei der Präparierung an der Körperwand und konnte nicht genauer untersucht werden.)

b) Das Nephridialorgan.

Die Nephridialkapsel liegt seitlich am vorderen Rande der Uterusglocke; sie ist ein abgeplattetes ellipsoides Gebilde, etwa 0,350 mm lang, etwa 0,225 mm breit und etwa 0,070—0,080 mm tief. Die protonephridialen Kölbchen stehen hier (zum Unterschied von *Macracanthorhynchus* und *Nephridiorhynchus*) streng parallel, radiär dicht beisammen und umschließen so einen vollkommen ebenmäßig gewölbten zentralen Raum, die Nephridialkammer. An der medianen Wand fehlen die Kölbchen im centralen Teil; dort sind im Wandplasma drei große Kerne eingebettet und von diesem Bereich entspringt, dem Hilus einer Amnientenniere mit dem Ureter vergleichbar, der Nephridialkanal.

Der Nephridialkanal dringt am vorderen Rande der Uterusglocke in diese ein, verläuft an deren Innenwand eine kurze Strecke dorsalwärts nach hinten und mündet in den Nephridialsack ein.

Der Nephridialsack ist ein dünnwandiges, vorne weites, nach hinten verschmälertes blasiges Gebilde, welches der Dorsalwand der Uterusglocke angewachsen ist. Vorne nimmt er symmetrisch die beiden Nephridialkanäle auf, hinten öffnet er sich durch einen Porus in den Uterusglockengrund. Die Wand des Nephridialsackes ist stellenweise zweischichtig; der vorherrschend in der Längsrichtung fibrillären Innenschicht liegt dort eine circuläre Lage auf. Der Binnenraum ist von einem vacuoligen und granulären Material dicht angefüllt, welches sonst am ganzen Organ nirgends vorkommt.

Überblickt man das ganze Nephridialorgan, so liegt es also mit seinem aufnehmenden Teil, der Nephridialkapsel, im Leibeshohlraum (und zwar in den seitlichen Bereichen, die von den Ligamentsäcken freigelassen sind), mit dem leitenden und anhäufenden Teil in der Uterusglocke, und mündet in der Achse der letzteren im Bereiche der großen plasmatischen Zellen vor den Uterusgängen aus.

c) Der feinere Bau der Nephridialkapsel.

Es wurde schon erwähnt, daß das Besondere des vorliegenden Nephridialorgans gegenüber dem bäumchenförmig verzweigten von *Macracanthorhynchus* und *Nephridiorhynchus* darin gelegen ist, daß sämtliche Kölbchen unmittelbar in einen weiten gemeinsamen Binnenraum, die Nephridialkammer, einmünden; den besten Einblick erhält man bei Betrachtung der Abb. 3; die einzelnen protonephridialen Kölbchen stecken isoliert in der eigentlichen Kapselwand; sie sind streng parallel und ziemlich genau geradegerichtet. Das Ganze erhält dadurch das Aussehen eines vollendet gerundeten Schwammes. Die Zahl der Kölbchen läßt sich für jede Kapsel ziemlich genau auf etwa 700 angeben. Vereinzelt kommen auch Kölbchen vor, welche basal mit einem benachbarten verschmelzen (siehe Abb. 3, rechts). Die einzelnen Kölbchen sind etwa 50—60 μ lang, oben birnförmig erweitert und im übrigen Teile eine mehr oder weniger gerade Röhre (Abb. 4 und 5). Von den Solenocyten der Polychäten u. a. unterscheiden sie sich sehr stark durch die Dicke und plasmatische Ausbildung der Röhre, sowie auch durch den Mangel eines eigenen Kernes und durch die Wimperflamme. Die Wimperflamme entspringt oben im Kölbchen aus einem im Querschnitt unregelmäßig-eckigen, jedoch niemals plattenförmigen vollkommen homogenen, fettig glänzenden Basalkörper. Dieser muß als inniges

Verschmelzungsprodukt der Wimperflamme angesehen werden. Letztere selbst ist ebenfalls nicht etwa, wie man gemäß ihrer Größe erwarten möchte, aus isolierten Wimpern zusammengesetzt, sondern stellt eine

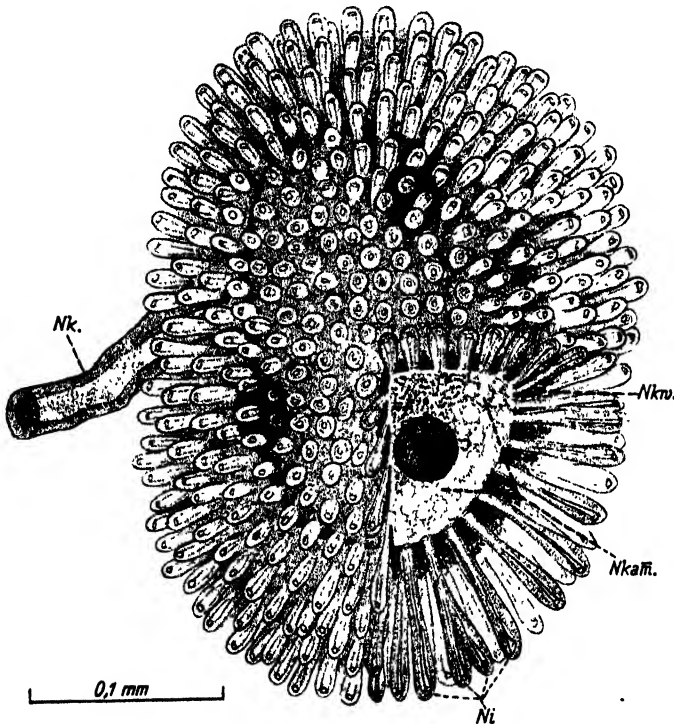


Abb. 3. Die Nephridialkapsel von *Oligacanthorhynchus taenioides* mit den drei Kernen an der medialen Wand, *Nkw* Wand der Nephridialkapsel, *Nkam* Nephridialkammer *Ni* protonephridiale Kõlbchen, *Nk* Nephridialkanal, Ansicht des rechten Organs von außen (rechts), etwas schematisch.

einheitliche, auch fettig glänzende »Flamme« dar, an welcher die Zusammensetzung aus Fasern (Cilien) nur am Ende und sonst nur andeutungsweise zu sehen ist. Die Wimperflammen reichen nicht bis in

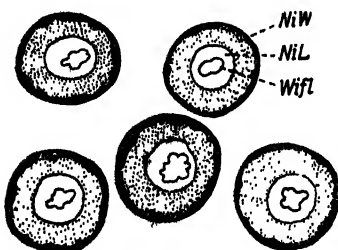


Abb. 4. Die protonephridialen Kõlbchen von oben gesehen (= optischer Schnitt durch das obere Ende. *NiW* Wand, *NiL* Lumen, *WiFl* Wimperflammenbasalkörper des Nephridialkõlbchens. Vergr. s. nächste Abbildung.

die gemeinsame Kammer. Die Gestalt dieser fixierten Wimperflammen ist so, daß daraus unzweifelhaft eine wellenförmige Bewegung vor der Fixierung ersehen werden kann, über deren Intensität sich freilich nichts Bestimmtes sagen läßt; mir scheint aber, daß dieselbe angesichts der Derbheit dieser Gebilde nicht von der normalen Größe etwa der Rotatorien, Trematoden, Cestoden oder Turbellarien war. Die

Wand der Kölbbchen ist plasmatisch, ohne Einschlüsse, und nur an der äußeren Oberfläche etwas verdichtet.

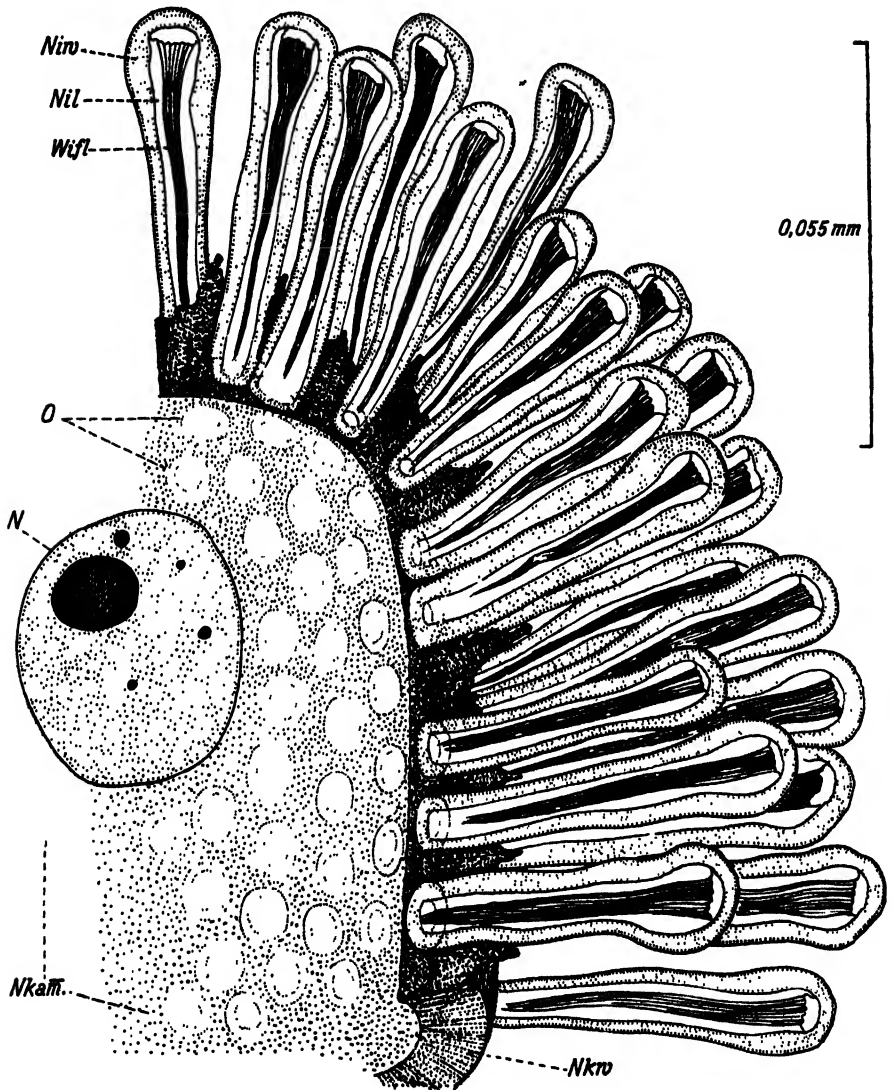


Abb. 5. Teil der Nephridialkapsel von *Oligacanthorhynchus taenioides*, etwas schematisch um das Innere der Nephridialkammer und die Struktur der Kapselwand mit dem Kern und die Mündungen der protonephridialen Kölbbchen zu zeigen. O Öffnungen (Mündung) der Kölbbchen in der Kapselwand; übrige Bezeichnung wie vorher.

Die eigentliche Wand der Nephridialkapsel nimmt größtenteils nur die schmalen Lücken zwischen den Kölbbchen ein. An der Innenseite ebenmäßig, ist sie außen zackig und ungleichmäßig. Nur im »Hilus«-

bereich, wo die Kerne liegen und der Kanal ausmündet, ist sie gut entwickelt. Die Kerne sind blasig und enthalten einen Nucleolus. Ihre Zahl beträgt hier ebenso wie bei *Macracanthorhynchus* drei.

Die Nephridialkammer enthält keinerlei feste Excrete, namentlich auch gar keine Spur von den Stoffen, die sich im Lumen des Nephridialkanales und dann insbesondere im Nephridialsack finden.

d) Zur Histophysiologie des Nephridialorgans.

Aus dem morphologischen Bau des vorliegenden Organes geht unzweifelhaft hervor, daß es dem protonephridialen Wassergefäßsystem der Plathelminthen und Rotatorien entspricht, namentlich aber auf Grund der innigen Lagebeziehung zu den Geschlechtswegen mit den Verhältnissen bei den Priapuliden weitgehend übereinstimmt. Diese Homologie kann, nachdem die Verwandtschaft der Priapuliden und Acanthocephalen auch aus entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen nachgewiesen worden ist (A. MEYER 1928), als gesichert gelten (vgl. auch M. RAUTHER 1930). Das Nephridialorgan der Acanthocephalen gehört daher in die übergeordnete Kategorie der Segmentalorgane.

Dagegen steht die Frage der Funktion noch ganz in den Anfängen. Während ein Teil der Autoren, z. B. KAISER (1893) und SCHEPOTIEFF (1908), ohne besondere Untersuchung, von einem »Excretionsorgan« spricht, finden sich auch — allerdings unbestimmt geäußerte — Vermutungen, daß es sich um eine Art accessorischen Bestandteiles der Geschlechtswege handle; man scheint hierbei namentlich an eine Beteiligung an der Schalenbildung der sich entwickelnden Eier zu denken. Diese Vermutung ist an sich möglich und wird meines Erachtens nicht einmal durch das Vorkommen dieses Organes auch bei den Männchen widerlegt. Diese Beteiligung könnte aber nur darin bestehen, daß lediglich das Baumaterial den in den Ligamentsäcken flottierenden Eiern zugeführt wird, denn die Bildung der Schalen erfolgt, wie ich für *Macracanthorhynchus* gezeigt habe, vom Ei bzw. Embryo selbst aus nach Art eines sekretiven Vorganges. Positive Anhaltspunkte fehlen aber. Man konnte bisher überhaupt leugnen, daß das Organ einen spezifischen Stoffwechsel, also eine bestimmte Funktion besitze. Dies wird aber durch den vorliegenden Fall widerlegt (s. Abb. 6). Denn der Nephridialkanal und der Nephridialsack sind hier von einem Material erfüllt, welches sich sonst im Körper nirgends findet. Ein spezifischer Stoffwechsel ist somit zweifellos vorhanden.

Das Material des Nephridialsackes besteht 1. aus einem feinen Gerinnsel, 2. aus eigenartigen distinkt umgrenzten Blasen, welche teils

kugelig eingebogen und förmlich zerknittert sind; ihr Inneres enthält sehr spärliches Gerinnsel, ihre Wand erinnert nach der Lichtbrechung an die erste dünne Hüllmembran der Eier. Die Größe dieser Blasen nimmt vom Nephridialkanal her stetig zu, in der Nephridialkammer, welche sich so als die Bildungsstätte ihrer Substanz erweist, fehlen sie noch, im Nephridialsack hingegen sind sie am größten; ob sie letzteren jemals verlassen, kann an meinem Material nicht ermittelt werden.

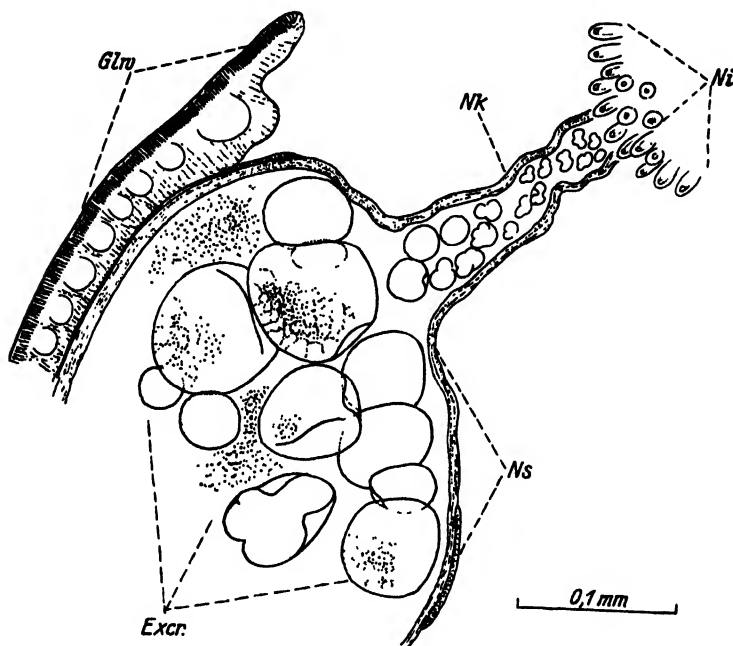


Abb. 6. Excretmaterial im Nephridialkanal und Nephridialsack von *Oligacanthorhynchus taenioides*. *Gln* dorsale Wand der Uterusglocke, *Ni* Nephridialkölbchen. *Nk* Nephridialkanal, *Ns* Nephridialsack, *Excr* Excretmaterial.

Injektionen von Farbstoffen, Indigocarmin, carminsäures Ammoniak und Methylenblau in die Leibeshöhle von *Macracanthorhynchus* im lebensfrischen Zustande hatten mir schon früher ergeben, daß eine spezifische Anreicherung dieser Stoffe im Nephridialorgan nicht stattfand.

Der spezifische Stoffwechsel des Nephridialorganes der Acanthocephalen, nachdem derselbe nunmehr durch Beobachtung festgestellt ist, wird nur im Zusammenhang mit dem histologisch erfaßbaren Chemismus des ganzen Körpers aufgeklärt werden können. Die Acanthocephalen verhalten sich, soweit es bisher an kleinen Formen aus Fischen und Amphibien untersucht werden konnte, abweichend von *Ascaris*;

denn das vorherrschende Stoffwechselprodukt ist hier, zum Unterschied von *Ascaris*, das Fett. Bei den in Warmblütern schmarotzenden Arten könnten freilich Abweichungen bestehen. — Auch das Material im Nephridialsack von *Oligacanthorhynchus taenioides* dürfte unter der Annahme eines vorherrschenden Kohlehydratstoffwechsels (Fett, Glykogen) als nur unvollständig abgebautes Produkt zu bewerten sein.

Außer der exkretorischen Funktion käme noch die osmoregulatorische in Frage. Diese ist aber zweifellos von ganz untergeordneter Bedeutung, wie aus der folgenden Betrachtung der Flächen hervorgeht: Nimmt man den mittleren Durchmesser der Kölbchen mit 8μ und die Länge mit 60μ , die Zahl derselben auf jeder Seite mit 700 an, so berechnet sich die Gesamtoberfläche der Kölbchen beider Organe auf 2 mm^2 $110,080\mu^2$ Fläche. Demgegenüber berechnet sich die Körperoberfläche bei einem Weibchen mit den mittleren Maßen: 200 mm l , 2 mm d auf 1256 mm^2 . Das Verhältnis der Körperoberfläche zur Oberfläche der Kölbchen (die Berücksichtigung der kölbchenfreien Teile des Nephridialorganes würde das Verhältnis nicht nennenswert verändern) beträgt demnach 598:1; dies dürfte die obige Behauptung, daß die osmoregulatorische Funktion gegenüber der excretorischen jedenfalls sehr zurücktritt, beweisen. Es weist ja auch schon die komplizierte Struktur der Haut mit ihrer Cuticula, ihren Fibrillensystemen und Gefäßlacunen darauf hin, daß die osmotische Regulation schon an der Oberfläche des Organismus von der Haut geleistet wird.

Literatur.

- KAISER, J., 1893: Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. In: Bibl. Zool. H. 7.
- MEYER, A., 1928: Die Furchung nebst Eibildung, Reifung und Befruchtung des *Gigantorhynchus gigas*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 50.
- RAUTHER, M., 1930: Die Acanthocephalen. In: KRUMBACHS Handbuch d. Zool.
- SCHEPOTIEFF, A., 1908: Das Exkretionssystem der Echinorhynchen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. Bd. 26.
- TRAVASSOS, L., 1917: Revisao dos acantocéfalos brasileiros. Parte I. Fam. Gigantorhynchidae Ham. 1892. Mem. Instit. Oswaldo Cruz. T. 9.

Über zwei Halbnacktschnecken von den Salomoninseln.

Von

Hans Hoffmann (Jena).

Mit 30 Abbildungen im Text.

Aus dem Material des Naturhistorischen Museums in Basel, das Dr. E. PARAVICINI auf den Salomoninseln gesammelt hat, wurden mir mehrere Halbnacktschnecken zur Bestimmung übersandt, wofür ich Herrn Dr. JEAN ROUX auch an dieser Stelle danken möchte. Es handelt sich um zwei Arten, *Helicarion planospirus* PFEIFFER und *Cryptaegis pilsbryi* CLAPP, von denen die letztere erst seit wenigen Jahren durch die Arbeit von CLAPP (1923) bekannt geworden ist. Die sehr interessante Gattung *Cryptaegis* ist zwar von CLAPP auch auf ihre innere Anatomie hin untersucht worden, doch scheint ihm nicht allzuviel Material für diesen Zweck zur Verfügung gestanden zu haben, so daß noch manche Unsicherheiten bestehen. Vor allem aber war eine Nachprüfung von besonderem Wert, um so vielleicht mehr Sicherheit hinsichtlich der systematischen Stellung dieser Form zu erlangen.

Besser sind unsere Kenntnisse über Arten der anderen Gattung, *Helicarion*, aber auch hier erscheint mir eine erneute, möglichst eingehende Untersuchung durchaus nicht unnötig. Die gegenseitige Abgrenzung der Gattungen, die THIELE (1926) als Sippe *Ariophantacea* zusammenfaßt, ist noch reichlich unsicher, ja selbst die Zuordnung der Arten zu den einzelnen Gattungen ist oft nicht leicht durchzuführen. Diese Unsicherheiten beruhen zum Teil darauf, daß die Schale innerhalb der Gruppe alle erdenklichen Übergänge »von kräftiger Beschaffenheit und verhältnismäßig beträchtlicher Größe« bis zu »ganz rudimentären inneren Schälchen« (THIELE, S. 149) aufweist und ähnliche Schalenformen in Konvergenz entstanden sein können, daß aber andererseits die innere Anatomie vielfach zu wenig bekannt ist, um bessere taxonomische Merkmale abgeben zu können. Dazu kommt, daß bei kaum

einer anderen Pulmonatengruppe so wechselnde Verhältnisse in bezug auf die Anhangsorgane der Genitalien zu finden sind. Eine zusammenfassende, durchgreifende Bearbeitung eines möglichst zahlreichen Materials, wie sie etwa GODWIN-AUSTEN (1908) für die indischen Arten durchgeführt hat, liegt wohl noch in weitem Felde. Um so wichtiger erscheint es mir, einzelne Formen, auch wenn sie keine neuen Arten darstellen, möglichst eingehend zu untersuchen, um so wenigstens brauchbare Bausteine für eine spätere Zusammenfassung zu liefern.

***Helicarion planospirus* Pfeiffer.**

Vitrina planospira PFEIFFER 1853, S. 51; MARTINI und CHEMNITZ 1854, S. 26, Tabula 6, Fig. 14—16; REEVE 1862, Tabula 9.

Helicarion planospirus TRYON 1885, S. 171, Tabula 38, Fig. 64—66; SMITH 1885, S. 588; OBERWIMMER 1909, S. 515; CLAPP 1923, S. 352.

Hab: Insulis Salomonis (PFEIFFER 1853). Ugi; Santa Anna; San Christoval; Guadalcanar (SMITH 1885). Bougainville (OBERWIMMER 1909). San Christoval [Pamua, Wainoni Bai, Wai-ai]; Three Sisters-Island; Ugi-Island [Paiua]; Malaita-Island [Auki] (CLAPP 1923). Malaita [Burna]; Guadalcanar [Aola]; Ugi-Island (diese Arbeit).

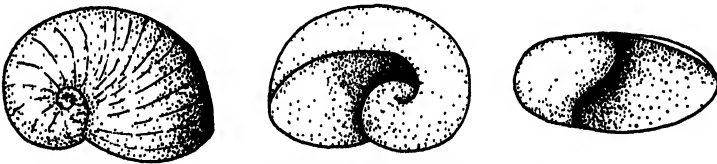


Abb. 1. *Helicarion planospirus*. Schale. Vergr. 1,5 : 1.

Das Material umfaßte 37 Exemplare von folgenden Orten:

Inland bei Burna, Malaita-Insel (V. 1929 leg.) 4 Stück; Aola, Guadalcanar-Insel (IX. 1928 leg.) 32 Stück; Ugi-Insel (ohne Angabe) 1 Stück.

Das größte Stück (Hab. Burna) hatte eine Sohlenlänge von 30 mm. Die Exemplare von Aola besaßen im Maximum 25 mm Sohlenlänge, während das einzige Tier von Ugi nur 10 mm lang war. Alle Stücke zeigten im Alkohol eine einheitliche, rotbraune Färbung, doch wird die Farbe der lebenden Tiere von PARAVICINI laut Fundortsetikette als orangerot angegeben. Nur auf den Nackenlappen ließ sich bei einer Anzahl eine ganz feine, weiße Punktierung erkennen, die aber nicht als Fleckung, d. h. Zeichnung, angesprochen werden kann, sondern wohl nur den weißen Drüsenmündungen entspricht.

Die Schale (Abb. 1) paßt durchaus zu den Angaben der Originaldiagnose. Sie ist oval, sehr fein gestreift, glänzend und grünlichgelb. Die Windungen ganz flach und die Sutura kaum markiert. PFEIFFER

gibt drei Umgänge an, doch wird man vielleicht besser nur zweieinhalb zählen, wie auch aus PFEIFFERS Abbildungen hervorgeht. Die Form der weiten Mündung — »perobliqua, lunato-rotundata« — mag am besten aus der Abbildung entnommen werden.

Die Maße des Originalstückes — »diam. maj. 13, min. 10, alt. 7 mill.« — wurden von dem größten mir vorliegenden Stück erheblich über-

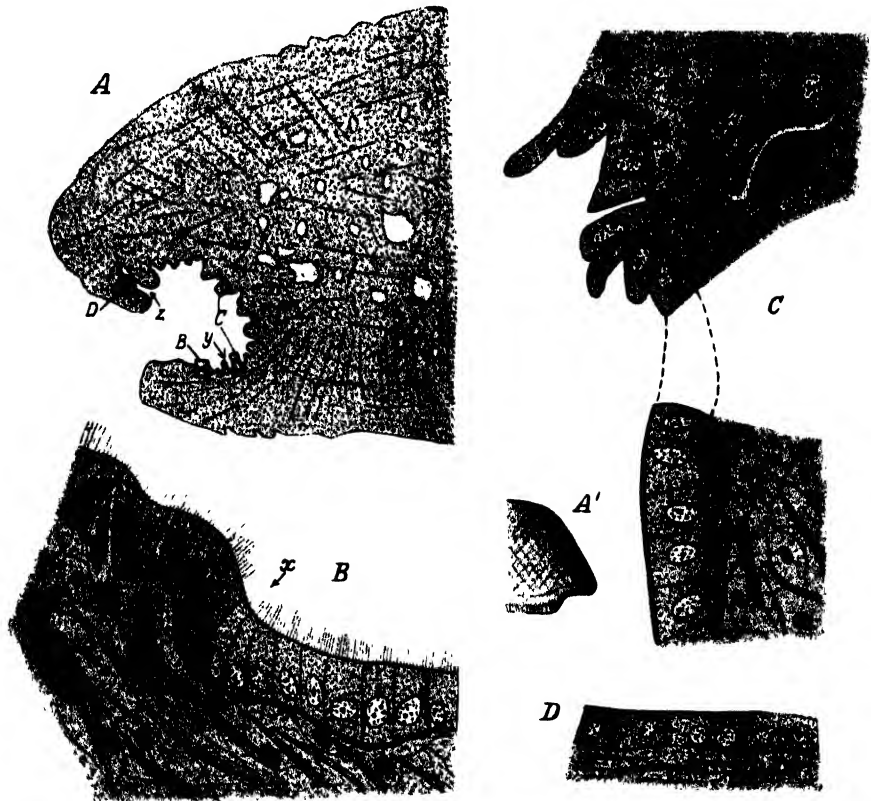


Abb. 2. *Helicarion planospirus*. A' Hinterende des Tieres, A Medianschnitt durch die Schwanzgrube, B, C, D die in Abb. A bezeichneten Stellen stärker vergrößert. x, y, z Epithelgrenzen s. Text. Vergr. A' 4:1, A 16:1, B—D 510:1.

troffen und betrugen: größter Durchmesser 16,5 mm, kleinster 12,5 mm, Höhe 9 mm, doch hatte ich auch Exemplare, deren Schalen genau die Größenverhältnisse des Originals zeigten.

Der deutlich und scharf gekielte Fußrücken überragt als kurzer, stumpfer Zapfen das hintere Sohlenende (Abb. 2, A') und überdeckt so die relativ weite Schwanzpore. Diese führt in eine sackförmige Höhle (Abb. 2, A), die verhältnismäßig flach ist, aber doch tiefer als es P. und F. SARASIN von *Helicarion idae* angeben (1899, S. 121, Tabula 17,

Fig. 150). Die Bezeichnung »Schwanzdrüse« ist für diese Bildung wenig angebracht, da es sich, ebenso wie bei *Arion*, nicht um eine eigentliche Drüse handelt, die etwa der Fußdrüse vergleichbar wäre. Ich möchte daher ANDRÉS (1898) Benennung »Schwanzgrube« vorziehen. Histologisch läßt sie aber immerhin gewisse Differenzen gegenüber den angrenzenden Epithelien erkennen. Die Grenze gegen das Sohlenepithel, das bis zu der mit x (Abb. 2, B) bezeichneten Stelle reicht, ist auffallend scharf. Die bis dahin schmalen, hochzylindrischen Zellen, die ein wenig unregelmäßig gelagert sind, gehen ziemlich unvermittelt in niedrigere, allmählich kubisch werdende Zellen über. Während die Kerne der ersteren chromatinreich sind und ein sehr dichtes Plasma besitzen, findet man in letzteren chromatinarme Kerne und ein lockeres, körniges Plasma (Abb. 2, B). Auffallend ist aber, daß mit dieser Grenze nicht auch das Aufhören der Cilien zusammentrifft; vielmehr tragen auch die an der Ventralfläche der Grube liegenden Zellen einen deutlichen Besatz relativ langer Cilien (in Abb. 2, A bis y). An der ganzen übrigen Wand der Grube zeigen die Zellen nur eine zarte Cuticula (Abb. 2, C). Etwa gegenüber der erwähnten Grenze zwischen Sohlen- und Grubenepithel liegt eine zweite, allerdings weniger scharfe Grenze (bei z in Abb. 2, A). Hier gehen die annähernd kubischen Zellen in die noch flacheren des Rückenepithels über (Abb. 2, D). Im Bereich des Grubenepithels lassen sich dann spärliche, subepitheliale Drüsenzellen erkennen, deren Sekret mucös ist. Die an meinem Präparat zumeist leeren Drüsen waren aber als solche durch ihren ziemlich großen Kern von den viel kleinkernigeren Bindegewebszellen deutlich zu unterscheiden (Abb. 2, C).

Die Körperseiten werden nach unten von dem doppelten Fußsaum begrenzt, dessen beide Abschnitte annähernd gleiche Breite besitzen (Abb. 3, f/s).

Die Sohle zeigt die für die ganze Gruppe charakteristische Dreiteilung.

Von den beiden Nackenlappen (Abb. 3, 4) ist der rechte relativ klein, etwa dreieckig mit nach der Mediane zu gekrümmter Spitze. Der viel größere linke Nackenlappen beginnt gleich links vom Pneumostom, deckt den ganzen Vorderkörper kapuzenartig und bildet nach links hin einen kleinen, stumpf dreieckigen Zipfel.

Die beiden Schalenlappen (Abb. 3, 4) überziehen auch bei den Alkoholexemplaren die Schale zum größeren Teil, dürften diese also beim lebenden Tier wohl ganz einhüllen können. Der rechte Schalenlappen ist rundlich mit einer schwachen, kielartigen Verdickung, die nach vorn mehr und mehr verflacht. Der viel größere linke Schalenlappen trägt eine ähnliche, aber kräftigere Leiste, die ziemlich genau in der Me-

diane vorn beginnt und nach links hinten bzw. oben allmählich schwächer werdend verläuft. Diese Befunde stimmen durchaus mit den Angaben, die CLAPP von den Schalenlappen der *Helicarion planospirus* macht, überein.

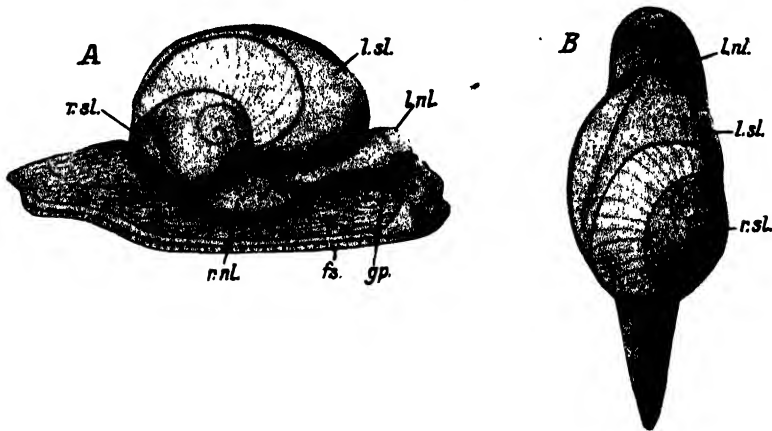


Abb. 3. *Helicarion planospirus*. Tier. A von der rechten Seite, B von oben. fs. Fußsaum, gp. Genitalporus, l.(r.) nl. linker (rechter) Nackenlappen, l.(r.) sl. linker (rechter) Schalenlappen. Vergr. 2 : 1.

Gestalt und Lage der Pallialorgane mag aus Abb. 4 entnommen werden. Die länglich dreieckige Niere ist nur etwa $\frac{1}{2}$ mal länger als das Perikard. Primärer, besonders aber sekundärer Ureter fallen durch

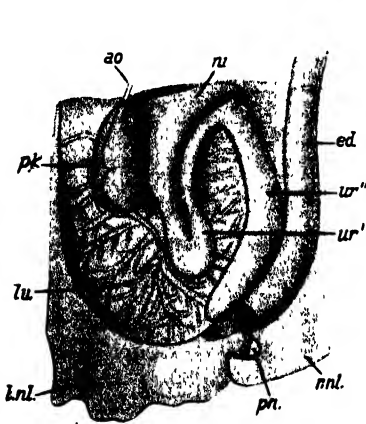


Abb. 4.

Abb. 4. *Helicarion planospirus*. Pallialorgane. ao. Aorta, ed. Enddarm, l.(r.) nl. linker (rechter) Nackenlappen, lu. Lunge, ni. Niere, pk. Perikard mit Herz, pn. Pneumostom, ur', ur'' primärer, sekundärer Ureter. Vergr. 3 : 1.

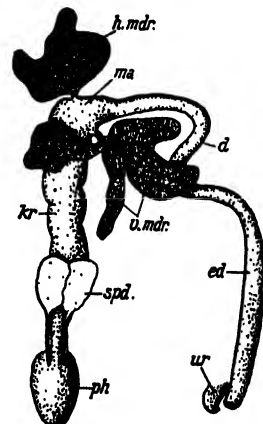


Abb. 5.

Abb. 5. *Helicarion planospirus*. Darmtractus. d. Darm, ed. Enddarm, h.(v.) mdr. hintere (vordere) Mitteldarmdrüse, kr. Kropf, ma. Magen, ph. Pharynx, spd. Speicheldrüse, ur Ureter. Vergr. 1,5 : 1.

ihre verhältnismäßig beträchtliche Dicke auf. Das Lungennetz ist reich verzweigt und tritt deutlich hervor.

Am Darmtractus (Abb. 5) sind kaum Besonderheiten zu erwähnen. An den relativ großen, birnförmigen Pharynx schließt sich

der Oesophagus an, der sich rasch, aber ohne scharfe Grenze zu einem Kropf erweitert. Die flachen, rundlichen Speicheldrüsen liegen etwa dem Vorderende dieses Kropfes auf und sind in der Mittellinie durch Bindegewebe miteinander verbunden. Ein Magen ist nicht eigentlich abgesetzt, wenigstens nicht gegen den Kropf, und man kann wohl nur die Erweiterung an den Mündungsstellen der Mitteldarmdrüsen als solchen bezeichnen. Ob bei leerem Kropf eine schärfere Trennung durchzuführen ist, bleibt zunächst ungewiß. Von den beiden Mitteldarmdrüsen zeigt die vordere die auch sonst bekannte Dreiteilung; die hintere kleinere ist einheitlicher, wenngleich sie natürlich durch die in ihr eingebettete Zwitterdrüse eine gewisse Zerklüftung erfährt. Der Dünndarm mit seiner Schlinge und der Enddarm am Dach der Mantelhöhle bleiben ohne Besonderheit.

Der Kiefer (Abb. 6) ist schwach gebogen, seine konkave Schneide ist glatt oder, wohl als Folge der Abnutzung, unregelmäßig gezähnt, besitzt aber keinen medianen Vorsprung.

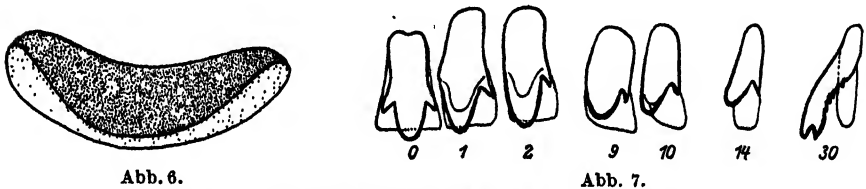


Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 6. *Helicarton planospirus*. Kiefer. Vergr. 25 : 1.

Abb. 7. *Helicarton planospirus*. Radula. Vergr. 375 : 1.

Die Radula (Abb. 7) hat die Formel 130—150 × 180—(10)—1—(10)—180, wobei aber die Abgliederung der 10 inneren Lateralreihen nicht immer ganz scharf durchführbar ist, da der Übergang der Form zu der der marginalen Reihen ein mehr kontinuierlicher ist. CLAPP gibt eine höhere Zahnzahl für die Querreihe an, 150 × 250—(10?)—1—(10?)—250, doch mag dies individuell verschieden sein. Dazu kommt, daß in den äußersten Reihen die Zähnchen oft so dicht stehen, daß eine Zählung nicht immer ganz leicht ist. Der Rachiszahn ist deutlich dreispitzig, der Mesokonus relativ stumpf. Ich fand diesen noch etwas weniger zugespitzt als es CLAPP zeichnet. Die folgenden 9—10 Lateralzähne sind noch relativ breit. Ein Entokonus ist noch nicht vorhanden, während der Ektokonus, zunächst noch kräftig entwickelt und scharf abgesetzt, nach außen schwächer wird. Etwa vom 10. Zahn ab nimmt die Zahnbreite sehr rasch ab, so daß die ersten 10 Seitenzähne schärfer hervortreten und vielleicht als eigentliche Lateralzähne bezeichnet werden könnten zum Unterschied von den dann folgenden, schmalen Zähnen,

die Marginalzähne sein würden. Der Übergang ist aber nicht unvermittelt, so daß man doch wohl von einer solchen Trennung Abstand nehmen wird. Die Hauptspitze dieser weiter randwärts liegenden Zähne ist erheblich schlanker und neigt sich mehr und mehr mediad über die Basalplatte. Der Ektokonus rückt gewissermaßen an die Spitze der Hauptzacke, die schließlich zweispitzig erscheint. Zugleich bekommt der Außenrand sekundäre Koni und erscheint dann mehr oder weniger zackig. Die Zeichnung, die CLAPP von der Radula dieser Art gibt, stimmt im großen Ganzen mit meinen Befunden überein. Kleinere Differenzen wie folgende, mögen in das Bereich der individuellen Variation fallen. So finden sich nach CLAPP die akzessorischen Außenspitzen schon vom 12. Zahn, bei meinen Tieren erst vom 20. Zahn an, auch fand ich die Außenzacken weniger grob als es CLAPP angibt.

Ein derartig gezackter Außenrand ist bisher nur für *Helicarion adolfi* und *H. minahassae* durch WIEGMANN (1894, 1898), ferner durch P. und F. SARASIN (1899) für *H. celebensis* und *H. idae* und durch CLAPP für *H. malaitaensis* (vgl. unten S. 121) und eben *H. planospirus* beschrieben. Damit ist allerdings nicht gesagt, daß alle übrigen, so die zahlreichen von SEMPER (1870) untersuchten Arten tatsächlich eine glatte Außenkante besitzen. Die Zacken sind nämlich oft so fein und bei der dichtgedrängten Stellung der Zähne zumeist so schwer zu erkennen, daß sie leicht der Aufmerksamkeit entgehen können und mir selbst, wie ich gern zugebe, auch anfangs entgangen sind. Bereits P. und F. SARASIN (1899, S. 119) vermuten ähnliches. Aber zweifellos müssen nicht alle zu *Helicarion* s. str. gehörigen Formen eine solche Sägebildung aufweisen, da JACOBI (1898) bei seinen Arten mit Bestimmtheit keine nachweisen konnte. Ob also das Vorhandensein bzw. das Fehlen dieser gezackten Außenkante als Charakteristikum für eine eventuelle, weitere Unterteilung der Gattung *Helicarion* Verwendung finden kann, muß vorläufig unentschieden bleiben. Es scheint indessen, als ob auch bei sicherer Kenntnis der übrigen Arten der Gattung dieses Merkmal keinen taxonomischen Wert beanspruchen kann.

Das Retraktorensystem (Abb. 8) weicht ein wenig von den Angaben, wie sie WIEGMANN (1898) macht, ab. Die beiden Pharynx-retraktoren vereinigen sich zwar auch hier sehr bald, doch geht der gemeinsame Stamm nicht neben den Tentakelretraktoren von der gemeinsamen Ursprungsstelle ab, sondern ist, wie auch sonst nicht selten, ein Stück mit dem linken Tentakelretraktor vereinigt. Über die Trennungsstelle des Retractor tentaculi minoris vom Ommatophorenretraktor bin ich nicht zu völliger Klarheit gekommen, doch schien es mir, als

ob die Abzweigung etwas weiter caudalwärts liegt, als es nach WIEGMANN der Fall sein soll. Seiten- und Schwanzretraktoren gehen etwa an der gleichen Stelle vom Columellaris ab, wo sich die oben genannten Retraktoren lösen. Der rechte Ommatophorenretraktor zieht zwischen Vagina und Penis hindurch, kreuzt also die Genitalgänge.

Genitalapparat (Abb. 9). Die große, kugelige Zwitterdrüse liegt weit oben, nahe der Spitze und wird nur von einem kleinen Teil der Mitteldarmdrüse überragt. Der vielfach gewundene Zwittergang trägt an seinem unteren Ende eine kleine, keulen- bis fingerförmige Vesicula seminalis. Die Eiweißdrüse war bei den untersuchten Tieren etwa ei-

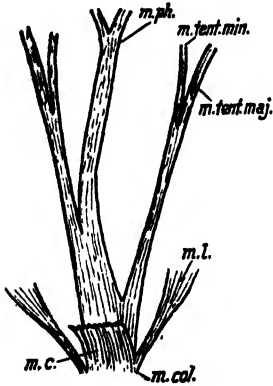


Abb. 8.

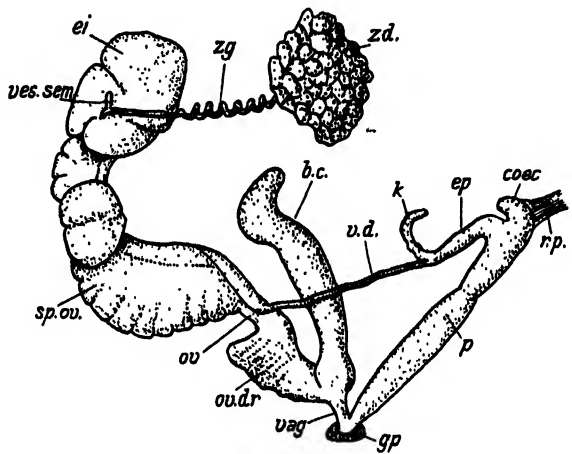


Abb. 9.

Abb. 8. *Helicarion planospirus*. Retractorensystem. *m.c.* Musculus caudalis, *m.col.* Musculus columellaris, *m.l.* Musc. lateralis, *m.ph.* Musc. pharyngis, *m.tent.maj. (min.)* Musc. tentaculis majoris (minoris). Vergr. 7 : 1.

Abb. 9. *Helicarion planospirus*. Genitalapparat. *b.c.* Bursa copulatrix, *coec.* Cöcum, *ei.* Eiweißdrüse, *ep.* Epiphallus, *gp.* Genitalporus, *k.* Kalksack, *ov.* Oviduct, *ovdr.* Oviductdrüse, *p.* Penis. *r.p.* Retractor penis, *spov.* Spermoviduct, *vag.* Vagina, *v.d.* Vas deferens, *ves.sem.* Vesicula seminalis, *zd.* Zwitterdrüse, *zg.* Zwittergang. Vergr. 3 : 1.

förmig, mag aber je nach dem Zeitpunkt der Brunstperiode ihre Gestalt und vor allem ihre Größe mehr oder weniger ändern. Der voluminöse Spermovidukt zeigt die bekannte Zweiteilung in Samen- und Eirinne auch äußerlich. Der Ovidukt besitzt unmittelbar nach der Abtrennung des Vas deferens eine schlauchförmige Gestalt. Aber schon nach ganz kurzem Verlauf verbreitert er sich unvermittelt ganz erheblich, um sich gegen die Vagina hin zu verzüngen. Dieser auffallend verbreiterte Teil fällt auch durch eine mehr braungelbe Färbung gegenüber dem Weißgelb der übrigen Gänge auf und macht einen drüsigen Eindruck. Um etwas genauer Einblick zu erhalten und vielleicht eine Erklärung dieser eigenartigen Bildung zu finden, stellte ich von diesem

Teil des weiblichen Ausführungsganges eine Schnittserie her, aus der die untenstehenden, halbschematischen Skizzen (Abb. 10) entnommen sind. Zum rascheren Verständnis und besser als Worte es könnten,

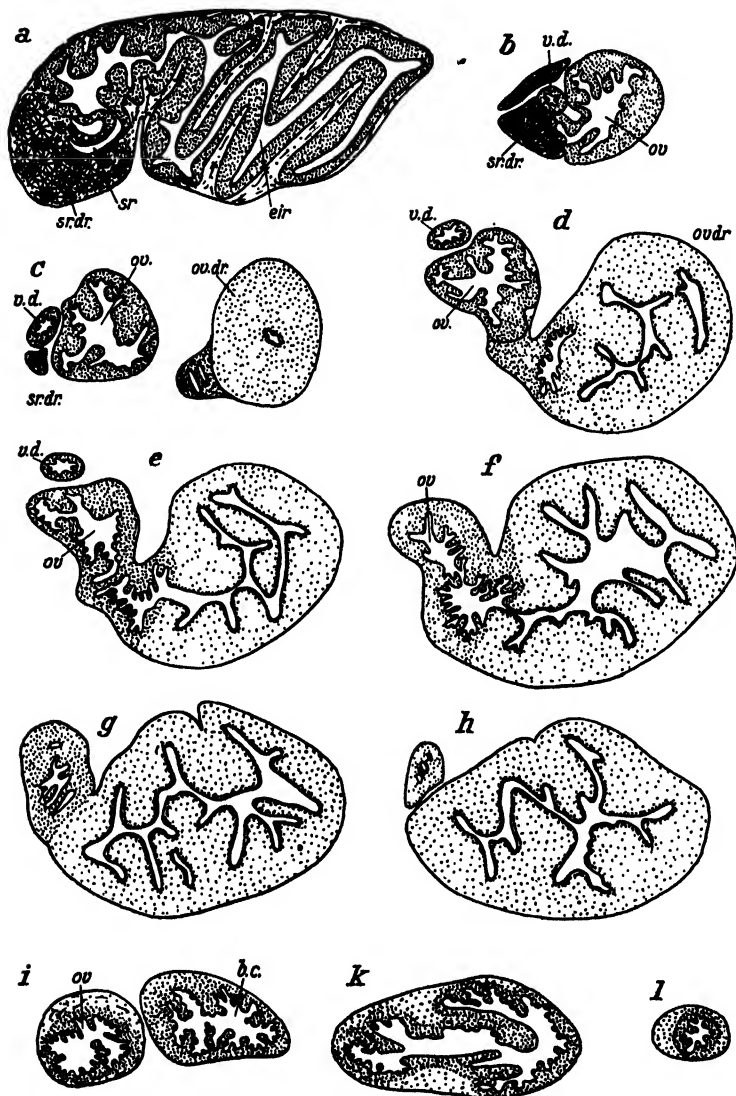


Abb. 10. *Helicario planospirus*. Halbschematische Schnitte aus einer Schnittserie durch die Oviductdrüse. b.c. Bursa copulatrix, elr. Eirinne, ov. Oviduct, ovd.r. Oviductdrüse, sr. Samenrinne, sr.dr. Samenrinnendrüse, vag. Vagina, v.d. Vas deferens. Vergr. 15:1.

vermag die diesen Querschnitten beigelegte, halbschematische Rekonstruktion (Abb. 10A) die Verhältnisse der Lumina dieses Abschnittes wiederzugeben, wobei aus leicht ersichtlichen Gründen auf die mehr

oder weniger starke Faltung der Wände keine Rücksicht genommen worden ist. Für eine genaue histologische Untersuchung der besprochenen Teile reichte leider die Konservierung nicht aus. Immerhin war doch soviel zu erkennen, daß ich es wagen darf, selbst einige Abbildungen wiederzugeben. Ei- und Samenrinne des Spermoviduktes haben den gewöhnlichen Aufbau. Die Samenrinne wird von einem etwa kubischen Epithel mit langen Cilien ausgekleidet. Die Drüsen sind als Tubuli entwickelt, deren Lumina zu mehreren vereint durch Sammelkanälchen in die Samenrinne münden. Die Wand der Eirinne dagegen besteht aus einem flachen Epithel mit kurzen Cilien und großen, bauchigen,

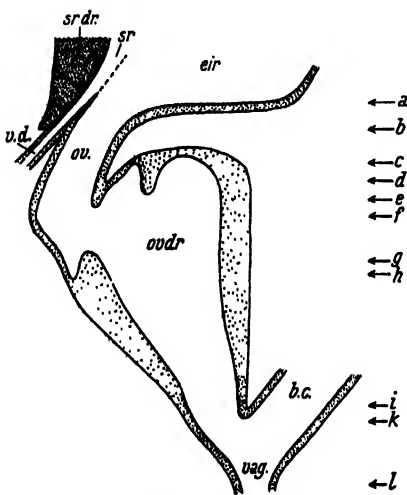


Abb. 10 A. *Helicaron planospirus*. Halbschematische Rekonstruktion aus einer Schnittserie. Die Pfeile geben die Lage der Schnitte in Abb. 10 an. Abkürzungen vgl. Abb. 10. Vergr. 15 : 1.

gen, subepithelialen Drüsen, deren dünne Ausführungsgänge zwischen den Epithelzellen ausmünden. Bindegewebe und spärliche Muskelfasern überziehen das Ganze von außen. Den gleichen Bau zeigt dann auch der Ovidukt nach der Loslösung des Vas deferens, nur sind jetzt die Epithelzellen viel höher, teilweise fast zylindrisch, und die Anzahl der Drüsen wird immer geringer (Abb. 11, A). Unmittelbar am Übergang in die »Oviduktdrüse«, wie die beschriebene Erweiterung zunächst einmal genannt sein mag, fehlen die subepithelialen Drüsen vollständig, und weiter scheint von hier an der Cilienbesatz aufzuhören

(Abb. 11, B), obgleich hier der nicht voll genügende Konservierungszustand möglicherweise ein falsches Bild gibt. In der »Oviduktdrüse« finden wir dann wieder einen Aufbau ganz ähnlich dem in der Eirinne. Das Lumen wird von etwa kubischen Epithelzellen umgeben, zwischen denen die Ausführgänge großer, bauchiger, subepithelialer Drüsenzellen ausmünden (Abb. 11, C). Das eosinophile Sekret dieser Zellen ist wabig bis körnig, der Drüsenzellkern von erheblicher Größe mit grobem Chromatin. Die bindegewebige Außenhülle enthält hier reichlicher Muskelfasern. Gegen die Vagina zu nimmt der Drüsenreichtum mehr und mehr ab, und das Epithel wird zugleich höher, um schließlich kurz vor der Vereinigung mit der Bursa copulatrix, d. h. also kurz vor dem Beginn der Vagina einem hochzylindrischen, drüsenfreien Epithel Platz

zu machen (Abb. 11, D). In dieser Form erhält sich das Epithel dann auch in der Vagina (Abb. 11, E) und ist, um das gleich hier zu erwähnen, auch im Stiel der Bursa, vermutlich auch, soweit das der dort sehr

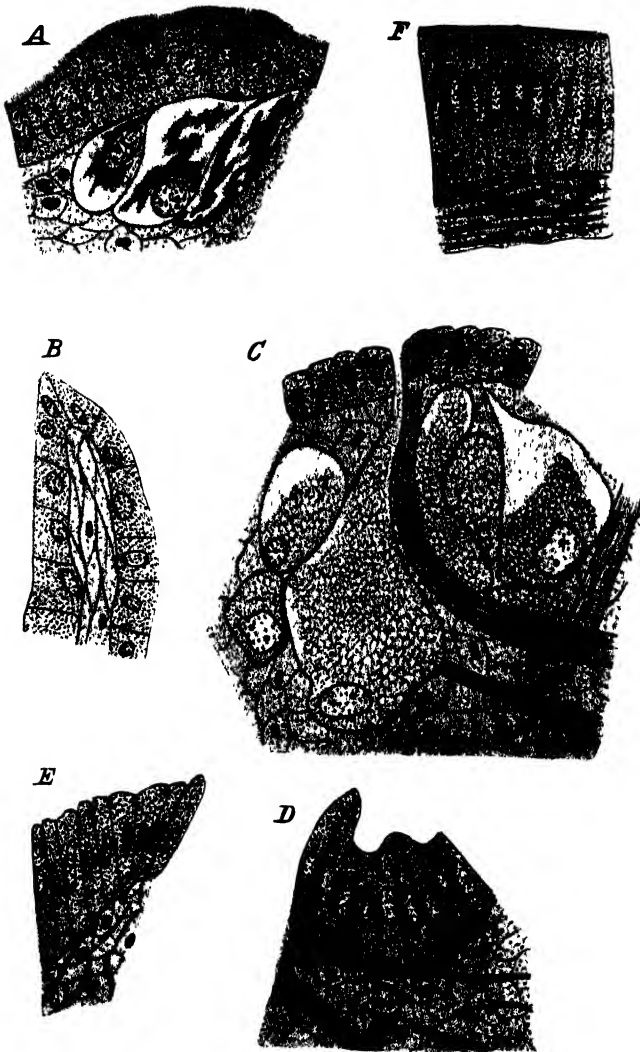


Abb. 11. *Helicarion planospirus*. A Epithel des freien Oviductes, B dgl. kurz vor der Vereinigung mit der Oviductdrüse, C Epithel der Oviductdrüse, D Epithel des Oviductes kurz vor der Vereinigung mit dem Stiel der Bursa copulatrix, E Epithel der Vagina, F Epithel aus dem Bursastiel. Vergr. 510 : 1.

mäßige Erhaltungszustand erkennen ließ, in der Endblase der Bursa, nicht anders (Abb. 11, F).

Daß diese Oviduktverbreiterung eine relativ große Drüsenmasse darstellt, ist sicher, und es bliebe nur zu erörtern, welche Bedeutung

ihr zugeschrieben werden kann. Eine solche Bildung ist bei *Helicarion* bereits von SEMPER (1870) für *H. cuvieri*, vielleicht auch für *H. pfeifferi* bemerkt worden. Im Text erwähnt er freilich nichts davon, die Abbildungen aber, Tabula III, Fig. 7 und 8 (neben Buchstabe v), lassen deutlich eine solche Erweiterung des Oviduktes erkennen. PFEFFER weist schon darauf hin, wenn er bei *H. cuvieri* schreibt: »Gl. (Glandula) amatoria ziemlich rudimentär wird durch die Auftreibung der Scheide angedeutet« (1883, S. 10). Etwas genauer erwähnt WIEGMANN (1898) eine solche Bildung bei *Helicarion küken-thali*: »ein im Umriß birnförmiger, flacher, hellbrauner, entschieden drüsiger Körper, von dem es unentschieden bleiben muß, ob er ein selbständiges Anhangsorgan oder nur einen äußeren Belag des Uterushalses darstellt« (S. 326). Wegen der Kleinheit und Zerbrechlichkeit des Objektes konnte er das Verhalten nicht sicher entscheiden, neigt aber mehr der zweiten Alternative zu. Auch bei *Helicarion halmahericus* fand er »den drüsigen Abschnitt des Uterushalses in gleicher Weise« (l. c. S. 332). Es handelt sich hier ohne Zweifel um die gleiche Bildung, die ich bei meinen Tieren fand, selbst die abweichende Färbung stimmt überein. Zu der Deutung des Befundes möchte WIEGMANN keine Stellung nehmen; er schreibt nur: »Über den von mir am Uterushals von *Helicarion küken-thali* bemerkten drüsigen Abschnitt, der möglicherweise ein Homologon der Pfeildrüse darstellen kann, muß eine spätere Untersuchung geschlechtsreifer Tiere weiteren Aufschluß geben« (l. c. S. 344). Eine solche Untersuchung habe ich nun zwar durchführen können, glaube aber trotzdem, daß damit keine sicherere Stellungnahme ermöglicht ist. PFEFFER hält also die Bildung bestimmt, WIEGMANN nur möglicherweise für eine rudimentäre Pfeildrüse. Nun gibt SEMPER für *Tennentia philippinensis*, eine Form, die wohl in die nähere Verwandtschaft der *Helicarion*-Arten gestellt werden darf, an: »die Samentasche ist sehr kurz gestielt und inseriert sich dicht an einer ringförmigen, drüsigen Anschwellung des Eileiters« (1870, S. 8). Daneben findet sich aber eine große Pfeildrüse, die unmittelbar am Übergang in das Atrium einmündet. Ganz ähnlich verhält sich *Mariaella*, bei der GODWIN-AUSTEN und BLANFORD »a large swelling of the free ovidukt (ovitheca) just beyond the point where the vas deferens is given off« (1908, S. 204) angeben. Hier kann es sich also nicht um eine rudimentäre Pfeildrüse handeln. Weiter sitzt aber zumeist die wohlausgebildete Pfeildrüse anderer Familienangehöriger an ähnlicher Stelle, d. h. unmittelbar am Atrium (z. B. *Austenia*, *Girasia*, *Parmarion* u. a.), und nur relativ selten finden wir die Einmündung der Drüse an der Abgangsstelle des

Bursastieles, so bei einigen *Ariophanta*-Arten, also Formen, die geringere verwandtschaftliche Beziehungen zu *Helicarion* aufweisen. Und doch müßten Formen mit derartiger Stellung der Drüse als Ausgangsformen genommen werden, um die Lage der rudimentären Pfeildrüse am Ovidukt zu erklären. Diese Ursprungsformen kennen wir nicht und werden sie vielleicht nie kennen lernen; und so wird man an sich gegen die von PFEFFER geäußerte Ansicht kaum einen beweiskräftigen Einwand erheben können. Indessen scheinen mir die oben angeführten Punkte nicht ganz unwesentlich, besonders das Verhalten bei *Tennentia-Mariaella*; und so neige ich mehr der Ansicht zu, daß wir in dieser drüsigen Auftreibung des Oviduktes keinen Rest der Pfeildrüse annehmen sollten. Es könnte sich also wohl nur um eine Bildung *sui generis* handeln, deren Funktion allerdings vorerst noch recht zweifelhaft bleiben muß. SIMROTH beobachtete bei Urocycliden (z. B. *Atoxon*, *Trichotoxon* u. a.) drüsige Anschwellungen des Oviduktes oder der Vagina, die er als Nidamentaldrüse anspricht (1910, 1912). Auch mir scheint es nicht ausgeschlossen, daß hierfür eine solche Funktion angenommen werden kann. Es wäre von Interesse festzustellen, in welcher Weise die Eier von *Helicarion* abgesetzt werden, und ob die Legeweise überall die gleiche ist. Auch wäre es möglich, daß eine Art Uterus vorliegt. Dafür könnte angeführt werden, daß das Lumen dieser Drüse beträchtlich erweitert werden kann, wie mir die starke Faltung der Wand zu beweisen scheint. Viviparie wäre ja im Bereich der *Helicarion*-Verwandten nichts ganz Unbekanntes (z. B. *Microcystis myops*).

In Anbetracht der Unsicherheiten, die allen Deutungsversuchen in diesem Falle zukommen, möchte ich es vorziehen, zunächst nur die ganz indifferente, lediglich die Lage angegebende Bezeichnung »Oviduktdrüse« anzuwenden.

Die Bursa copulatrix, deren Vereinigung mit dem Ovidukt zur Vagina bereits erwähnt wurde, ist lang, schlauchförmig und läßt kaum eine Gliederung in Stiel und Endblase erkennen. Das ganze Gebilde liegt dem Ovidukt und unterem Abschnitt des Spermoviduktes dicht an und ist durch Bindegewebsfasern mehr oder weniger fest an diese Gänge angeheftet.

Bei einem Tier (das größte mit 30 mm Sohlenlänge) enthielt die Bursa eine Spermatophore, die aus einem weitleumigen, dünnwandigen, wurstförmigen Sack und einem reichlich doppelt so langen, braun-gelben, dünnen und englumigen Stiel zusammengesetzt ist (Abb. 12). Beide Teile bestehen aus einer chitinartigen Substanz. Eine genauere Untersuchung des Stieles ergibt, daß eine feine Zahnleiste spiralg um

den Körper zieht und das freie Ende mundstückartig erweitert und sein Rand nach außen umgebogen ist (Abb. 12, A).

Das Vas deferens zieht nach seiner Abtrennung vom Spermidukt wie gewöhnlich am Ovidukt entlang bis nahe an das Atrium, kreuzt dort den Retraktor des rechten Ommatophoren und biegt dann scharf nach hinten um, um nach dem oberen Penisende zu verlaufen. An der Übergangsstelle des Samenleiters in den Epiphallus sitzt seitlich ein mäßig langes, dünnes, flagellenartiges Anhangsgebilde an, das von SEMPER als Kalksack, von PFEFFER und später von JACOBI (1898) aber als Flagellum bezeichnet wird. Ehe ich auf die Frage der Terminologie eingehe, seien erst noch die übrigen Teile des männlichen Genital-

apparates kurz beschrieben. Der Epiphallus verläuft zunächst als Fortsetzung des Vas deferens in der gleichen Richtung caudalwärts, biegt aber dann scharf nach vorn um und zieht etwa um die gleiche Strecke oralwärts. An der Umbiegungsstelle sitzt ein weites, aber nur kurzes Coecum an, an dessen konvexer Seite der Penisretraktor entspringt. Der Übergang des Epiphallus in den Penis ist nur schwach markiert und nur an einer unbedeutenden Einschnürung von außen her kenntlich. Der längliche Penisschlauch verjüngt sich gegen das Atrium allmählich.

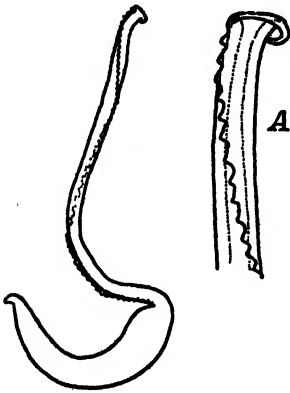


Abb. 12. *Helicarion planospirus*. Spermatophore. A Ende des Schwanzfadens stärker vergrößert. Vergr. 8:1, A 15:1.

Das Atrium ist, wie bei den anderen Arten der Gattung, nur sehr kurz, so daß man gelegentlich im Zweifel sein kann, ob es nicht überhaupt ganz fehlt.

Zur Klärung der oben angeschnittenen Terminologief Frage schien es notwendig, auch den feineren Aufbau der männlichen Leitungswege zu kennen. Ich stellte daher eine Querschnittsserie her, die neben dem Innenrelief auch manches von der Histologie erkennen ließ, wenngleich auch hier die schon früher erwähnte, nicht ganz einwandfreie Konservierung nicht immer völlig sichere Resultate gab. Das vorderste Ende des Penis, kurz nach der Ablösung vom Atrium, zeigt einen relativ dickwandigen, englumigen Querschnitt (Abb. 13, a), doch lassen die zahlreichen, weit in das Lumen vorspringenden Falten mit Sicherheit den Schluß zu, daß dieses Rohr beträchtlich gedehnt werden kann und am lebenden Tier einen weiteren Hohlraum besitzt. Das Bild dieses sowie der folgenden Schnitte bis fast zum Hinterende des eigentlichen Penis-

schlauches erweckt aber mehr den Eindruck zweier ineinandergeschobener Röhren. Da der zwischen den beiden Röhren gelegene Raum in keiner Weise von einem Epithel umkleidet ist, kann kaum bezweifelt werden, daß dieser Zwischenraum, falls er nicht ein Artefakt ist, ein

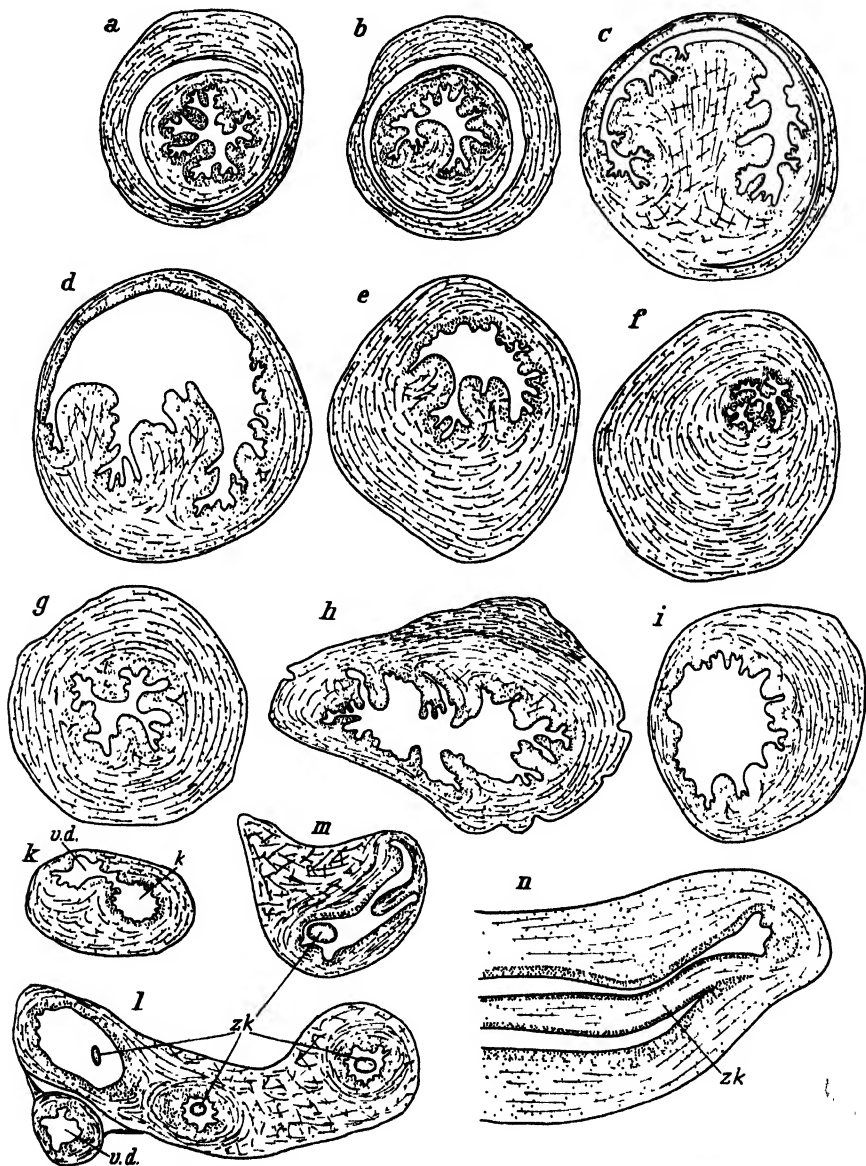


Abb. 18. *Helicarton planospirus*. Halbschematische Schnitte durch die männlichen Ausführungsgänge. a—e durch den Penis mit der Penisfalte, f, g, i durch den Epiphallus, h durch das Oecum, k durch die Mündung der Vas deferens (v.d.) am Beginn des Kalksackes (k), l, m durch den Kalksack, n optischer Längsschnitt durch das Ende des Kalksackes, zk. Centralkörper. Vergr. a—l 50:1, n 100:1.

ausgedehnter Ringsinus ist. Dafür spricht, daß an manchen Stellen die Grenzkonturen durchaus nicht so scharf sind wie zumeist, sondern mehr den Eindruck eines nachträglichen (postmortalen) Auseinanderweichens machen. Mit zunehmender Entfernung vom Atrium tritt eine der Wandfalten mehr und mehr unter den übrigen hervor und nimmt den Charakter eines bei Dehnung nicht ausgleichbaren Wulstes an (Abb. 13, b). Gegen das auch äußerlich durch eine leichte Verschmälерung gekennzeichnete Ende des eigentlichen Penisschlauches erreicht dieser Wulst seine größte Mächtigkeit und erfüllt fast das gesamte Lumen (Abb. 13, c). Aber kurz vor dem Schlauchende nimmt er ziem-

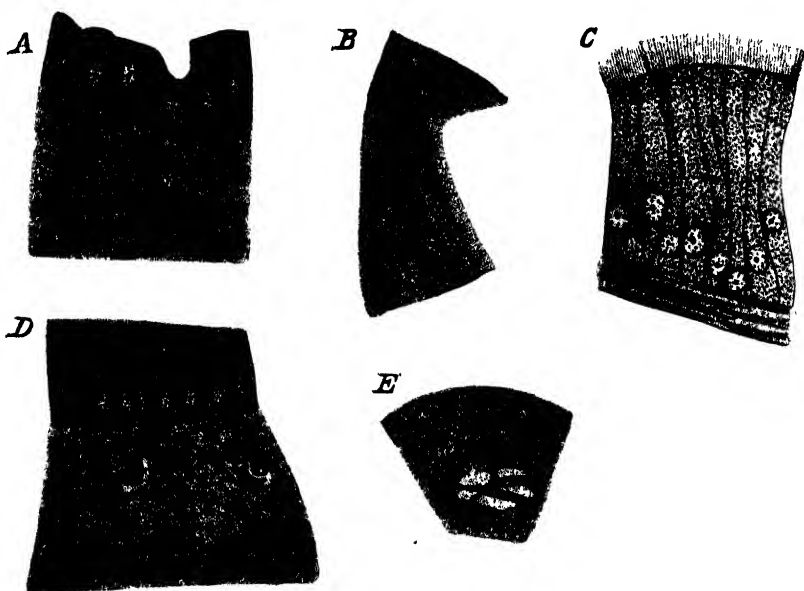


Abb. 14. *Helicartion planospirus*. A Epithel des Penisschlauchs, B Epiphallusepithel, C Epithel des Vas deferens, D Epithel des Kalksackes, E Epithel des Centralkörpers. Vergr. 510:1.

lich unvermittelt an Größe ab und geht dort in eine von zwei Wülsten begrenzte Rinne über (Abb. 13, d, e). Das Epithel des Penisschlauches, sowohl an der Außenwand wie auf den Wülsten, besteht aus mäßig hochrechteckigen Zellen mit großen, rundlichen, chromatinarmen Kernen und ohne Cilien. Nach außen schließt sich die vornehmlich aus Ringmuskeln zusammengesetzte Hülle an (Abb. 14, A).

Dem Penisschlauch folgt dann der Epiphallus, dessen Durchmesser kaum kleiner als der des Penisschlauches ist, der aber, wenigstens am Übergang in letzteren ein unverhältnismäßig geringes Lumen aufweist (Abb. 13, f). Aber auch hier läßt die stark gefaltete Wand eine erhebliche Dehnungsfähigkeit mit Sicherheit vermuten. Weiter nach der Um-

biegungsstelle des Epiphallus nimmt der Durchmesser und besonders das Lumen an Größe zu (Abb. 13, g), um jenseits der Biegung mehr und mehr sich gegen das Ende hin zu verjüngen (Abb. 13, i, k). Die Zellen des Epiphallusepithels sind kubisch bis hochrechteckig (Abb. 14, B) und zeigen an der freien Seite einen relativ breiten Saum, der aus Cilien zu bestehen scheint, obgleich ich keine absolute Sicherheit für diese Behauptung erlangen konnte. Die Muskelhülle, die auch hier vornehmlich aus zirkulär verlaufenden Fasern besteht, ist entsprechend dem kleineren Lumen relativ sehr mächtig. Das an der Umbiegungsstelle gelegene Coecum zeigt eine mehr oder weniger stark gefaltete Wandung (Abb. 13, h), deren Epithel sich aber in keiner Weise von dem des Epiphallus unterscheidet, wenigstens nicht an dem mir zur Verfügung stehenden Material.

An der Übergangsstelle des Epiphallus in das Vas deferens, dessen hochzylindrische, cilientragende Zellen und schmale Ringmuskelschicht kaum Besonderheiten bieten (Abb. 14, C), sitzt dann seitlich der flagellenartige Anhang an, der in situ mehr oder weniger zusammengeknäult ist. Ein Querschnitt läßt ein rundes Lumen erkennen, dessen Wandung mäßig stark gefaltet ist (Abb. 13, l). Das Epithel besteht aus hochrechteckigen Zellen mit ovalen Kernen und sehr kurzen Cilien (Abb. 14, D). Zwischen diesen Zellen sind die schmalen Ausführungsgänge der subepithelialen Drüsen zu erkennen, deren grobkörniges, nach Hämatoxylinfärbung intensiv blau gefärbtes Sekret, soweit der Erhaltungszustand erkennen ließ, sicher Kalk ist. Die Drüsenkerne sind groß, rund oder auch unregelmäßig konturiert und mit grobem Chromatin ausgestattet. Der Drüsenschicht folgt nach außen eine mäßig starke Ringmuskelschicht.

Von besonderem Interesse war nun, daß das Lumen dieses Anhangsgebildes von einem im Querschnitt runden Inhaltskörper erfüllt war, den ich bei einer ersten flüchtigen Durchsicht für einen Sekretpfropfen hielt, der sich aber bei genauerem Zusehen als ein Zellkörper herausstellte. Ein genaueres Verfolgen der Schnittserie ergab dann, daß es sich um einen peitschenförmigen Gewebefortsatz handelt, der am blinden Ende des Anhangs sich aus der Schlauchwand erhebt und sich mehr und mehr verjüngend bis in den Anfangsteil des Epiphallus erstreckt (Abb. 13, l, m, n). Die Achse dieses eigenartigen Gebildes besteht aus reichlich mit Lacunen durchsetztem Bindegewebe (Abb. 14, E). Ob auch Muskeln vorkommen, vermochte ich nicht mit Sicherheit zu ermitteln, doch möchte ich es fast verneinen; jedenfalls könnte es sich nur um spärliche, längsverlaufende Faserbündel handeln. Die binde-

gewebige Achse wird nach außen von einem flachzelligen Epithel mit großen Kernen und sehr kurzen Cilien überzogen; es ist dies natürlich das nur wenig modifizierte Epithel der Lumenwand, da sich ja, wie erwähnt, der Zentralstrang als stark verlängerter Wandzapfen erhebt.

Die kalkführenden Drüsen der Außenwand dieses Anhangsorganes liefern ohne Zweifel das Material für die sehr kleinen, eiförmigen Kalkkörperchen (Abb. 15), die sich aber weniger im Lumen als vielmehr in den anschließenden Räumen, im Epiphallus und Peniscoecum, in dichten Massen vorfinden. Daß diese Kalkkörperchen bei der Bildung der Spermatophore Verwendung finden, wurde schon längst vermutet und kann jetzt als sicher gelten, nachdem SIMROTH (1914) bei *Urocyclus* genauere Angaben machen konnte. Welche Rolle nun aber der merkwürdige Zentralkörper zu spielen hat, muß zunächst noch völlig problematisch bleiben. Lediglich zum Herausbefördern der Kalkkörperchen, etwa durch peitschenartige Bewegung, ist er sicher nicht vorhanden.



Abb. 15. *Helicarium planospirus*. Kalkkörperchen.
Vergr. 450:1.

Die Cilien dürften trotz ihrer Kleinheit für die Bewegung der sehr kleinen Kalkelemente vollauf ausreichen. Ich bin eher geneigt, diesem Gebilde eine Aufgabe bei der Spermatophorenbildung zuzuschreiben, ohne freilich für diese Annahme irgendwelche Beweise erbringen zu können. Der flagellenartige Anhang aber hatte bei dem Tier, in dessen Bursa copulatrix die Spermatophorenhülle gefunden wurde, im aufgekäulten Zustand eine Länge von etwa 3—3,5 mm, der Zentralkörper also, da er ja bis in den Epiphallus reicht, etwa 4—4,5 mm Länge. Der Stiel der Spermatophore andererseits war rund 6 mm lang. Sollte nicht doch vielleicht zwischen beiden Bildungen ein Zusammenhang bestehen? Könnte dieser Zentralkörper nicht vielleicht als Stempel dienen, um die Kalkkörper, die nach SIMROTH (1895) das Sperma umhüllen, nachträglich einzuführen? Oder sollte der flagellenähnliche Anhang am Epiphallusende nicht doch mit der Spermatophorenbildung direkt im Zusammenhang stehen? Damit kämen wir aber zur Frage, ob dieser Anhang als Kalksack (SEMPER u. a.) oder Flagellum (PFEFFER) zu bezeichnen ist. Wenn wir nur das Gesicherte unserer Kenntnisse in Betracht ziehen, dann ist der Anhang allerdings besser als Kalksack zu nehmen, und ich möchte vorerst auch bei dieser Bezeichnung bleiben. PFEFFERS Angaben, die dafür sprechen könnten, daß es sich um ein typisches Flagellum handelt, d. h. um eine Stelle, die an der Bildung der Spermatophore unmittelbar beteiligt ist, sind, wie schon SEMPER (1880) in seiner Entgegnung hervorhebt, nicht stichhaltig. Neuere

Angaben in dieser Richtung sind aber, soviel ich sehe, nicht gemacht worden. Und doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß der Kalksack einem Flagellum homolog ist und dessen Funktion haben kann. Da der Kalk aus subepithelialen Drüsen stammt, die Spermatophorenhülle aber, soviel wir wissen, als cuticulare Bildung der Epithelzellen entsteht, so wäre nicht einmal ein Funktionswechsel notwendig, obgleich auch eine solche Vorstellung nicht erhebliche Schwierigkeiten bietet. Gewiß müßte während der Spermatophorenbildung die Produktion der Kalkkörperchen sistieren, aber das kann kaum als Einwand gelten; denn die Kalkkörper sind ja schon in großer Menge vorhanden, noch ehe eine Spermatophorenanlage zu erkennen ist. Es besteht also gar nicht die Notwendigkeit, beide Produkte gleichzeitig zu liefern. Was mich aber in dieser Ansicht bestärken könnte, ist die, wie mir scheint, doch vielleicht nicht ganz zufällige, relativ gute Übereinstimmung in den Längenausdehnungen des flagellenähnlichen Anhangs und des Spermatophorenfadens und das Vorhandensein des Zentralkörpers. Ich muß allerdings zugeben, daß auch unter der Annahme, das Anhangsorgan sei ein Flagellum, die Bedeutung dieses Zentralkörpers für die Spermatophorenbildung noch reichlich unklar bleibt; denn die Aufgabe, das Lumen des Stieles frei zu halten, erscheint mir nicht recht annehmbar, da ja zahlreiche andere Arten auch ohne ein solches Hilfsmittel den Kanal des Endfadens offenlassen. Eher wäre möglich, daß der peitschenförmige Zapfen, der ja während der Spermatophorenbildung das Kanallumen als Stempel erfüllen würde, die Aufgabe hätte, das Eindringen der Kalkkörperchen in den Endfaden zu verhindern. Dieser Annahme könnte wohl entgegengehalten werden, daß andere Arten, die ebenfalls Kalkkörperchen besitzen, keine solche Vorrichtung aufweisen. Einen solchen Einwand könnte ich allerdings nur teilweise gelten lassen, da es nämlich durchaus an entsprechenden, genauen Untersuchungen fehlt. Den Zentralkörper rein präparativ, ohne Schnittmethode sicher darzustellen und nachzuweisen, ist mir trotz mehrmaliger Versuche nicht gelungen und dürfte bei der Feinheit des Gebildes auch äußerst diffizil sein. So scheint es mir also nicht ausgeschlossen, daß auch andere Arten ähnliche Bildungen besitzen, die nur den Untersuchern entgangen sind, genau so wie sie auch mir entgangen wären, wenn ich nicht zum Zwecke histologischer Untersuchungen eine Schnittserie hergestellt hätte.

Obgleich also doch einiges dafür zu sprechen scheint, daß das fragliche Anhangsgebilde im Sinne eines Flagellums funktionieren kann, so möchte ich aber vorerst die *SEMPER*sche Bezeichnung als Kalksack

beibehalten, da wenigstens zunächst nur diese Bezeichnung durch die Untersuchung gerechtfertigt wird. Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, über die eventuelle Funktion als Flagellum vor

allem aber über die Bedeutung des merkwürdigen Zentralkörpers Klarheit zu schaffen.

Das Nervensystem (Abbildung 16) zeigt im allgemeinen den gleichen Aufbau, wie ihn WIEGMANN (1897) anführt, doch sind eine Anzahl Abweichungen zu konstatieren. Die etwa eiförmigen Cerebralganglien, die durch eine von außen kaum wahrnehmbare Commissur verbunden sind, liegen mehr zu einem Querband geordnet und nicht so mit ihren Längsachsen parallel wie es WIEGMANN angibt. An der vorderen Ecke oben gehen dicht nebeneinander der Nervus olfactorius mit dem ihm ganz dicht anliegenden N. opticus sowie Nervus peritentacularis externus und internus ab. Nach WIEGMANN sollen diese vier Nerven eine gemeinsame Wurzel haben, was ich aber bei *H. planospirus* nicht bestätigen konnte. Am Vorderrand, etwas mehr nach innen, entspringen dicht benachbart der Nervus labialis externus, der Nervus labialis medianus für die kleinen Tentakel und die Mundlappen und der Nervus labialis internus. Rechterseits kommt noch

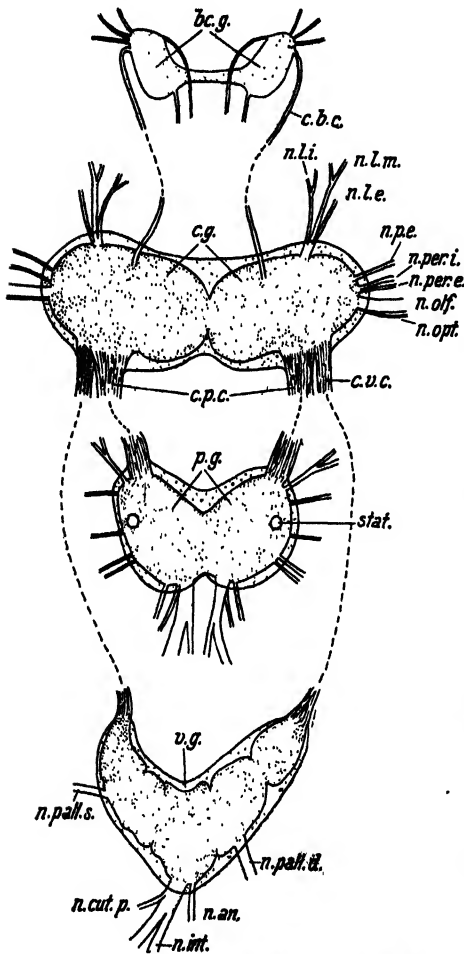


Abb. 16. *Helicarion planospirus*. Nervensystem. bc.g. Buccalganglion, c.b.c. Cerebrobuccalkonnectiv, c.g. Cerebralganglion, c.p.c. Cerebropedalkonnectiv, n.an. Nervus analis, n.cut.p. N. cutaneus pallialis, n.int. N. intestinalis, n.l.e. (i., m.) N. labialis externus (internus, medianus), n.off. N. olfactorius, n.opt. N. opticus, n.pall.d. (s.) N. pallialis dexter (sinister), n.pe. N. penis, n.per.e. (i.) N. peritentacularis externus (internus), p.g. Pedalganglion, stat. Statocyste, v.g. Visceralganglion. Vergr. 80 : 1.

der Penisnerv hinzu, der zwischen den beiden zu Gruppen vereinigten Cerebralnerven seinen Ursprung nimmt. Das Cerebro-Buccalkonnectiv geht auf der Oberseite, aber mehr nach hinten, ab, während Cerebro-Pedal- und Cerebro-Pleuralkonnectiv das Ganglion am Hinterrand verlassen.

Die Buccalganglien, ebenfalls eiförmig, sind durch eine relativ lange Commissur miteinander verbunden. Im Gegensatz zu WIEGMANN, der hier sieben Nerven jederseits fand, konnte ich nur fünf feststellen, doch mögen mir einige entgangen sein.

Für die Pedalganglien weichen meine Befunde kaum von denen WIEGMANNs ab. Jederseits ließen sich sechs bis sieben Fußnerven und zwei Halsnerven, davon der eine bald gegabelt, feststellen. Der hinterste Pedalnerv war am mächtigsten.

Etwas mehr differieren die Verhältnisse der Visceralkette. Zwar konnte auch ich die fünf Ganglien noch deutlich voneinander unterscheiden, aber nur im aufgehellten Präparat, da sie mit einer Bindegewebshülle überzogen waren, die sich nicht ohne Zerstörung der Ganglien entfernen ließ. WIEGMANN scheint darin glücklicher gewesen zu sein. Aber auch, wenn er in der Zeichnung die nicht entfernte Hülle nur weggelassen haben sollte, ist die Konfiguration der Ganglien doch eine etwas andere; sie sind deutlicher voneinander getrennt. An den beiden Pleuralkomplexen konnte ich keine Nerven auffinden. Die beiden Parietalganglien entsenden je einen starken Nerv, der zu den Mantelteilen geht. Die drei Nerven des Abdominalganglions wurzeln dicht nebeneinander, so daß es den Anschein hat, als wäre nur ein Nerv vorhanden, der sich gabelt. Nach WIEGMANN sind die Nervenursprünge etwas mehr gesondert, wohl entsprechend der etwas geringeren Konzentration der Ganglien der Visceralkette.

***Helicarion planospirus* var. *malaitaensis* Clapp.**

Helicarion malaitaensis CLAPP 1923, S. 353, Tabula I, Fig. 1—5.

Hab: Auki, Malaitainsel (CLAPP 1923); Buma, Malaitainsel (diese Arbeit).

Die im Inland bei Buma (Malaita) gemachte Aufsammlung enthielt neun Exemplare, von denen vier einheitlich rotbraun waren und zu *Helicarion planospirus* gehören, während die fünf übrigen durch ihre schwarze Färbung auffielen und zweifellos zu der von CLAPP errichteten *Helicarion malaitaensis* zu ziehen waren.

Das größte Exemplar hatte eine Sohlenlänge von 24 mm; es zeigte wie die übrigen vier Tiere eine einheitliche grauschwarze Färbung. Nur auf den Nackenlappen war bei genauem Zusehen eine feine, weiße Punktierung zu erkennen, wohl auch mehr durch anormal erweiterte Drüsenöffnung bedingt.

Die Schale in ihrem allgemeinen Habitus stimmt gut mit der von *H. planospirus* überein, unterscheidet sich aber von ihr zunächst durch

etwas andere Färbung; sie ist mehr bräunlichgelb mit einem Stich ins Grau, auch ist sie vielleicht ein wenig dicker und fester als die hellere Schale der Hauptart. Die Schalenausmaße zeigen die gleichen relativen Größen, bei gleichgroßen Tieren sogar absolut.

	<i>H. planospirus</i>	<i>H. planospirus</i> var. <i>malaitaensis</i>
Breite:	16,5	15,0
	13,0	13,0
	13,0 (Typ)	17,0 (Typ)
Länge:	12,5	11,0
	10,0	10,0
	10,0 (Typ)	12,0 (Typ)
Höhe:	9,0	8,5
	7,0	7,0
	7,0 (Typ)	8,5 (Typ)

Wohl aber macht sich hinsichtlich der Form der weiten Mündung ein Unterschied bemerkbar, der aber nur bei unmittelbarem Vergleich (Abb. 17) deutlich wird. Die Mündung der dunklen Form ist etwas mehr gerundet. Die lichte Öffnungsbreite beträgt in Millimetern bei:

Helicarion planospirus 11,25 bzw. 9,0 (Totalbreite 16,5 bzw. 13,0),
H. planospirus var. *malaitaensis* 10,0 bzw. 8,0 (Totalbreite 15,0 bzw. 13,0).

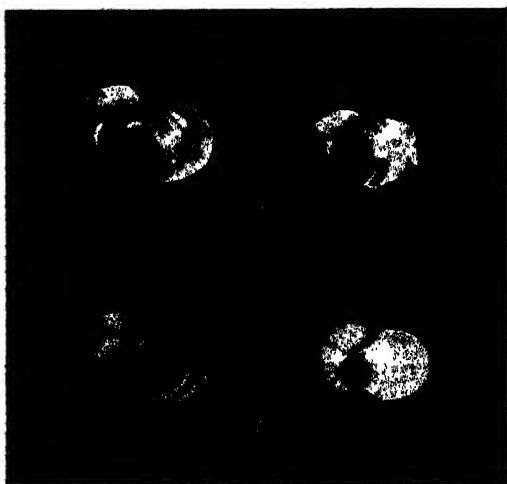


Abb. 17. Schalen von *Helicarion planospirus* (A) und *Helicarion planospirus* var. *malaitaensis* (B)

Die Differenz beträgt also, wenn wir gleichgroße Schalen nehmen, etwa 1 mm.

Wenn CLAPP angibt, daß die Schale von *H. malaitaensis* »differs from that of *H. planospirus* in being larger, more solid and much darker in colour« (1923, S. 353), so kann ich nur den beiden letzten Merkmalen eine gewisse Bedeutung zuerkennen; denn hinsichtlich der Größe hat CLAPP wohl außer acht gelassen, daß sein Typstück von *H. malaitaensis* 32 mm,

das Exemplar der *H. planospirus* aber nur 22 mm Sohlenlänge besitzt, also allgemein größer ist. Tatsächlich fand ich ja bei dem größten mir vorliegenden Stück der *H. planospirus* mit ebenfalls 32 mm Sohlenlänge, fast genau die gleichen Schalendimensionen wie sie CLAPP angibt.

Von Färbung und Schale abgesehen stimmen aber die vorliegenden Tiere eigentlich vollkommen mit der *H. planospirus* überein. CLAPPS Angaben über das Äußere erwecken den Anschein, als ob er auch hier einige Differenzen annehmen möchte. Stellen wir daher die einzelnen Punkte gegenüber:

Helicarion planospirus.

1. »The right shell-lobe of the mantle is orbiculate with a thickened ridge curving from the posterior to the anterior edge.«

Helicarion malaitaensis.

»The right shell-lobe extends completely over the apex of the shells.«

Hierzu sei bemerkt, daß auch *H. mal.* die für *H. plan.* erwähnte Leiste erkennen läßt, und daß bei letzterer der Schalenlappen weniger weit die Schale überdeckt, kann kaum von wesentlicher Bedeutung sein, wenn nur Alkoholmaterial vorliegt. Ich vermochte keine solche Differenz festzustellen.

2. »The left shell-lobe is reflected over about one fourth of the shell with a sharp thickened ridge extending backward along the left side . . .«

»The left« (shell-lobe) »covering the anterior quarter of the body-whorl.«

Wieder ist die verschiedene Ausdehnung des Lappens bedeutungslos. Die für *H. plan.* angegebene Kielskulptur findet sich in gleicher Ausbildung bei *H. mal.*

3. »The sole of the foot shows clearly a well-defined central area.«

»The foot, divided longitudinally into three parts,«

4. »There is a deep depression in the posterior portion of the dorsal surface of the foot to contain the shell. The tail is sharp above with a large mucous pore and overhanging dorsal projection.«

»is sharply carinated above, excepting for the broad depression in which the body-whorl of the shell rests. The tail, with a large dorsal projection and mucous pore.«

5. »The pedal line is very distinct.«

»The pedal line is very distinct.«

In allen Punkten also völlige Übereinstimmung.

Von der inneren Anatomie berücksichtigt CLAPP nur die Radula, die sich in einigen Kleinigkeiten von der der *Helicarion planospirus* unterscheidet, besonders in den Dentikeln der Außenkante der Lateral-

Marginalzähne, die hier zahlreicher und kleiner sind. Ich kann aber diesen Unterschieden keinen großen Wert beimessen. Zeigt doch die Radula von *H. planospirus*, wie ich sie untersuchen konnte, fast genau die Dentikelausbildung wie sie CLAPP eben für *H. malaitaensis* angibt. Mir scheint die Variationsbreite für die Radulazähnnchen nicht unbedeutend zu sein, und ich möchte mit PFEFFER davor warnen, den Wert dieses Artmerkmals zu hoch zu veranschlagen.

Die übrige innere Anatomie stimmt so weitgehend mit der von *H. planospirus* überein, vor allem Form und Ausgestaltung des Genitalapparates, daß ich zunächst überhaupt gar nicht auf den Gedanken gekommen war, es möchte sich um eine andere Art handeln. Erst nachdem ich CLAPPS Arbeit eingesehen und daraufhin alle Punkte einer erneuten genauen Durchsicht unterzogen hatte, sah ich mich vor die Frage gestellt, zu der Artberechtigung der *H. malaitaensis* Stellung zu nehmen. Ich glaube die Notwendigkeit, eine neue Art zu bilden, ablehnen zu müssen. Es scheint mir ausgeschlossen, daß zwei Tiere, die besonders in ihren Fortpflanzungsorganen eine so weitgehende Übereinstimmung besitzen, innerhalb eines engumschriebenen Gebietes wirklich biologisch getrennte, gute Arten darstellen sollen. Vielmehr glaube ich bestimmt annehmen zu dürfen, daß es sich bei der schwärzlichen, ein wenig dickschaligeren Form lediglich um eine Reaktionsform handelt. Ich habe lange geschwankt, ob ich nicht die *H. malaitaensis* ganz einziehen sollte, glaube aber doch, den geringen Differenzen hinsichtlich Farbe und Schale Rechnung tragen zu müssen und möchte daher die etwas abweichende Form als Varietät der Hauptart betrachten.

Cryptaegis pilsbryi Clapp.

Cryptaegis pilsbryi CLAPP 1923, S. 404, Fig. 45—48.

Hab: Wainoui, San Christovalinsel (CLAPP 1923); ohne genaueren Fundort (diese Arbeit).

Von dieser höchst eigenartigen Form standen mir 22 Exemplare zur Verfügung, deren größtes eine Sohlenlänge von 35 mm hatte. Leider ist kein genauere Fundort angegeben.

Das, was die Gattung allen anderen Pulmonaten gegenüber, soweit mir bekannt ist, auszeichnet, ist das Verhalten von Schale und Mantel. Letzterer hüllt nämlich die Schale vollständig ein, hat sie, ohne eine sichtbare Naht oder gar ein Mantelloch zu hinterlassen, überwachsen (*Mantle completely enveloping and concrescent over the shell;* CLAPP 1923, S. 403). Gleichwohl besitzt die Schale noch kaum Anzeichen einer Rückbildung. CLAPPS Angaben: »shell subglobose,

imperforate, thin, corneous« (l. c., S. 403) stimmen durchaus zu meinen Befunden. Lediglich die relative Zartheit der Schale kann als erstes Zeichen der Rückbildung genommen werden.

CLAPPS ausführlichen Angaben über die Schale (Abb. 18) könnte ich nichts hinzufügen; sie mögen hier im Originalwortlaut folgen:

»Shell globose, entirely covered by the mantle, fragile, thin, shining, slightly transparent, deep colonial buff with indistinct olive-ochre streaks, with a narrow thread of chestnut at the suture and on the edge of the columella. Externally nearly smooth, but with many faint microscopic growth-ridges and traces of still fainter broken spiral lines on the upper portion of the last whorl. Internally, in some specimens, the external growth-lines are reproduced in numerous, regularly spaced, sharp ridges. Whorls 3. Protoconch large, consisting of $1\frac{1}{2}$ whorls, with the horn colored periostracum loosely attached, exposing more or less the milk-white calcareous embryonic shell. Suture lightly impressed. Periphery rounded. Aperture oblique, with the periostracum extending slightly beyond the peristom, which is neither thickened nor reflexed. Columella regularly curved« (1923, S. 404).

Die Dimensionen eines der größten Exemplare sind fast die gleichen wie bei CLAPP. Breite 25 mm (Typ. 26 mm), Länge 18 mm (18,5 mm), Höhe 21 mm (22,5 mm); Breite der Öffnung 16 mm (17 mm), Höhe derselben 17 mm (19 mm).

Die Mehrzahl der Tiere war gelblich bis grauweiß gefärbt, doch mag die Farbe im Leben etwas leuchtender sein. Einige zeigten an den dorsalen Körperpartien (Fuß, Nacken) eine dunkle braunschwarze Färbung, wohl das »purple-brown«, das CLAPP angibt. »An irregular brown stain on the mantle just above the tail,« konnte ich nicht feststellen, doch mag er wohl öfter zu beobachten sein. Der Fuß flacht sich nach hinten mehr und mehr ab, ein Schwanzhöcker fehlt ebenso wie

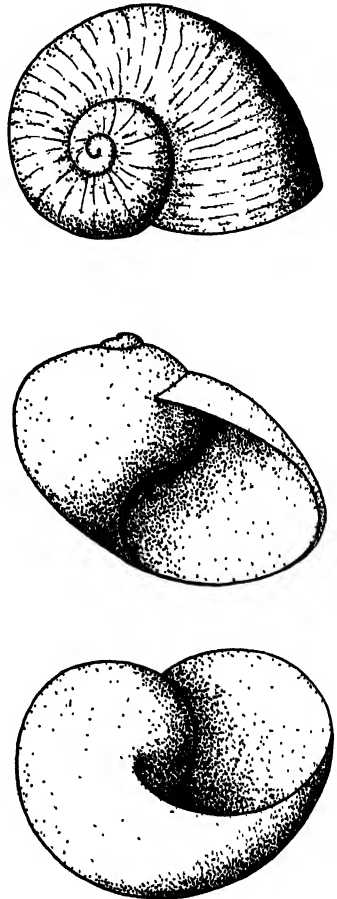


Abb. 18. *Cryptaegis pilsbryi*. Schale.
Vergr. 1,5 : 1.

eine Fußrinne. Fuß- und Körperseiten sind leicht geraut, wie chagri- niert. Die Sohle läßt keinerlei Dreiteilung erkennen; sie ist lediglich infolge der Kontraktion querverieft.

Der Mantel überzieht als dünne, ganz glatte Hülle die Schale, deren Windungen eben noch durchschimmern. Ganz ähnlich wie bei der oben beschriebenen *Helicarion*-Art findet sich etwas links der Mediane eine kielartige Verdickung der Manteloberfläche, die aber noch vor dem Mantel- (Schalen-) Vorderrand verstreicht (Abb. 19).

Das rechtsseitig gelegene, sichelförmige Pneumostom wird nach unten von einem kleinen, rundlichen bis dreieckigen Läppchen begrenzt, das als rechter Nackenlappen genommen werden könnte (Abb. 19, A).

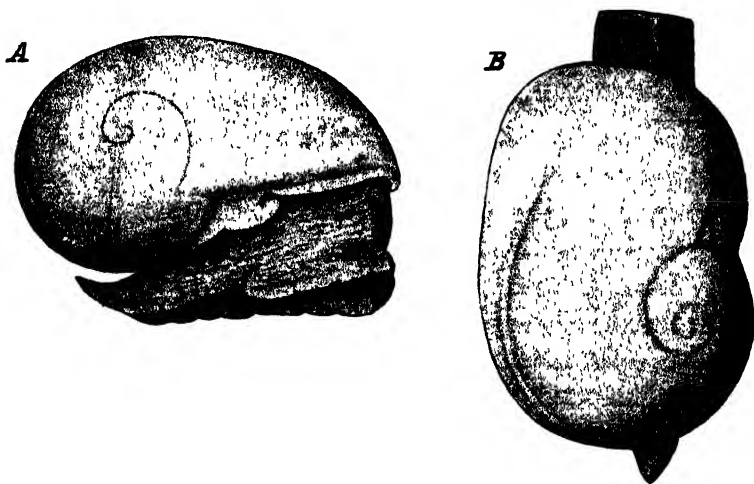


Abb. 19. *Cryptaegis pilabryi*. Tier. A von der rechten Seite, B von oben. Vergr. 1,5 : 1.

Das zumeist sehr stark retrahierte Vorderende der Tiere machte es unmöglich, die Konfiguration des Kopfes, besonders die der Mund- öffnung und der sie umgebenden Lippen, festzustellen, doch ist deren Kenntnis kaum von wesentlicher Bedeutung.

Darmtraktus (Abb. 20). Der relativ große, birnförmige Pharynx zeigt am Hinterende eine ziemlich breite Radulapapille. Der Oesophagus geht verhältnismäßig weit vorn von der dorsalen Schlundfläche ab und erweitert sich bald zu einem spindelförmigen Kropf. Er geht nach einer mäßigen Verengung in den relativ weiten Magen über, der dann wie gewöhnlich in dem zu einer Spirale gelegten Darm seine Fortsetzung findet. Die flachen, bandförmigen Speicheldrüsen liegen der kropf- artigen Erweiterung des Oesophagus dicht an und münden durch mäßig lange Ausführungsgänge beiderseits der Oesophagusmündung in den Pha-

ryn. Die Mitteldarmdrüsen zeigen keine Besonderheiten und stehen wie gewöhnlich mit dem Magen in Verbindung.

Sehr eigenartig ist die Form des verhältnismäßig dünnen Kiefers (Abb. 21). Die beiden seitlichen, scheibenförmigen Enden verjüngen sich nach der Mitte zu immer mehr, und in der Mittellinie findet sich eine nach unten konvexe, leichte Vorwölbung, nicht eigentlich ein Mittelzahn. Der ganze

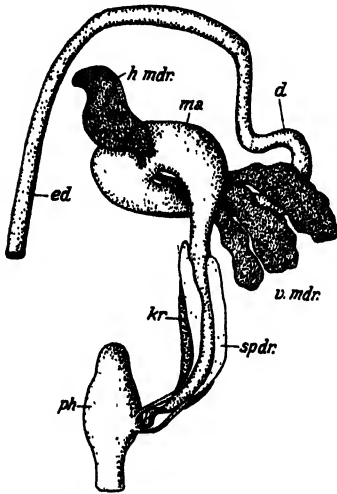


Abb. 20.

Abb. 20. *Cryptaegia pilsbryi*. Darmtractus. *d.* Darm, *ed.* Enddarm, *h.(v.)mdr.* hintere (vordere) Mitteldarmdrüse, *kr.* Kropf, *ma.* Magen, *ph.* Pharynx, *spdr.* Speicheldrüsen. Vergr. 1,5:1.

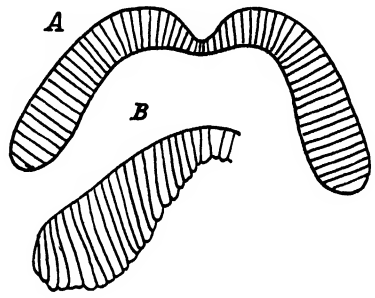
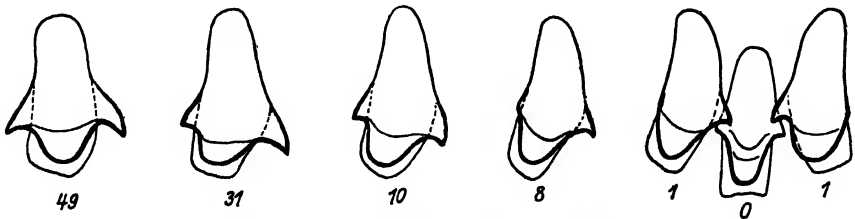


Abb. 21.

Abb. 21. *Cryptaegia pilsbryi*. Kiefer. A ein wenig schematisiert, B ein Teil etwas stärker vergrößert. Vergr. A 15:1, B 18:1.

Kiefer ist ziemlich gleichmäßig und fein gerippt, und die Rippen bedingen am Kaurand eine mehr oder weniger deutliche Zähnelung.

Die Radula (Abb. 22) ist auffallend groß und breit. Die Formel war bei einem der größten Exemplare 151—1—151×300, bei einigen

Abb. 22. *Cryptaegia pilsbryi*. Radula. Vergr. 375:1.

kleineren (82—78)—1—(78—82)×250, stimmt also gut zu CLAPPS Angabe, der 110—1—110×250 fand. Der Mittelzahn mit einer breiten, etwas gerundeten Schneide. Seitenspitzen fehlen oder sind höchstens so schwach angedeutet, daß man nicht eigentlich von Spitzen reden kann. Die ersten 9 Lateralzähne zeigen neben der breiten Mittelzacke eine scharf gekrümmte Innenspitze. Vom 10. Zahn an ist dann auch ein

deutlicher Ektokonius vorhanden. Daraufhin Lateral- und Marginalzähne zu unterscheiden, scheint mir unzweckmäßig, da bereits der 7. oder 8. Zahn eine erste Andeutung des Ektokonius erkennen läßt, der Übergang also doch kontinuierlich ist. Die Form der Zähne ändert sich nach außen nur ganz unwesentlich, höchstens daß der breite Mesokonius mehr und mehr abflacht. Daß Ekto- und Entokonius »becoming denticulate only on the outermost marginals«, wie es CLAPP angibt, konnte ich auch bei stärkster Vergrößerung nicht feststellen. Es mögen hier individuelle Variationen vorkommen. Wesentlich scheint mir die Differenz nicht zu sein.

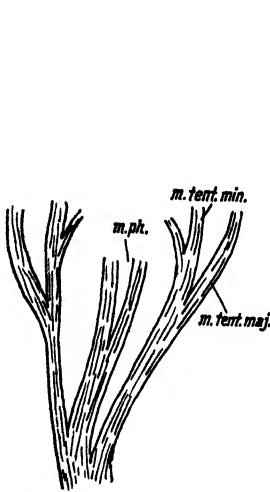


Abb. 23.

Abb. 23. *Cryptaegis pilsbryi*. Retractorensystem. *m.ph.* Musculus pharyngis, *m.tent.maj.* (min.) Musculus tentaculi majoris (minoris). Vergr. 4:1.

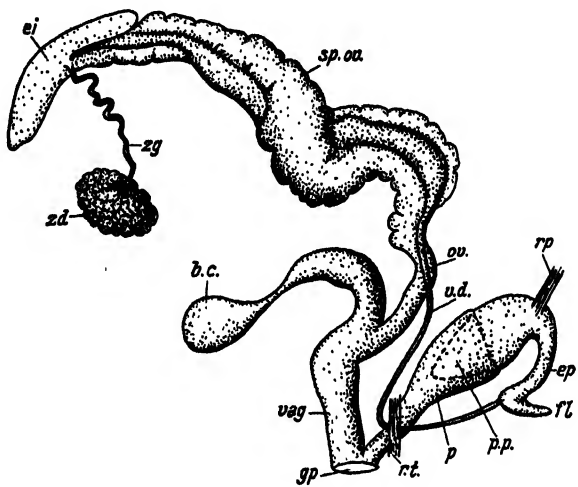


Abb. 24.

Abb. 24. *Cryptaegis pilsbryi*. Genitalapparat. *b.c.* Bursa copulatrix, *ei.* Eiweißdrüse, *ep.* Epiphallus, *fl.* Flagellum, *gp.* Genitalporus, *ov.* Oviduct, *p.* Penis, *pp.* Penispapille, *rp.* Retractor penis, *rt.* Retractor tentaculi, *sp.ov.* Spermoviduct, *vag.* Vagina, *v.d.* Vas deferens, *zd* Zwitterdrüse, *zg.* Zwittergang. Vergr. 2:1.

Das Retraktorensystem (Abb. 23) zeigt die üblichen Verhältnisse. Die beiden Pharynxretractoren vereinigen sich halbwegs, und ihre gemeinsame Wurzel tritt nahe dem Ursprung mit dem linken Tentakelretractor zusammen. Die Abspaltung der Rückziehmuskeln der kleinen Tentakel erfolgt relativ spät, und jeder Seitenast gibt noch einen kurzen Zweig an die Mundpartie ab. Der rechte Tentakelretractor überkreuzt die Genitalausführgänge.

Die Verhältnisse an den Genitalorganen (Abb. 24) sind ziemlich einfach. An die große kugelige Zwitterdrüse schließt sich ein stark gewundener Zwittergang an, an dessen Ende aber keine Vesicula seminalis zur Ausbildung kommt. Die Eiweißdrüse ist länglich, leicht gebogen,

mag aber ihre Form und Größe entsprechend der Brunstperiode ändern. Der dicke, gewundene Spermovidukt zeigt mit seiner auch äußerlich unterscheidbaren Ei- und Samenrinne keine Besonderheiten. Der freie Ovidukt erreicht fast die gleiche Länge wie die Vagina. Der Stiel der Bursa copulatrix ist kurz nach dem Abgang von der Vagina dick, verjüngt sich dann aber, um schließlich in eine etwa kugelige End-

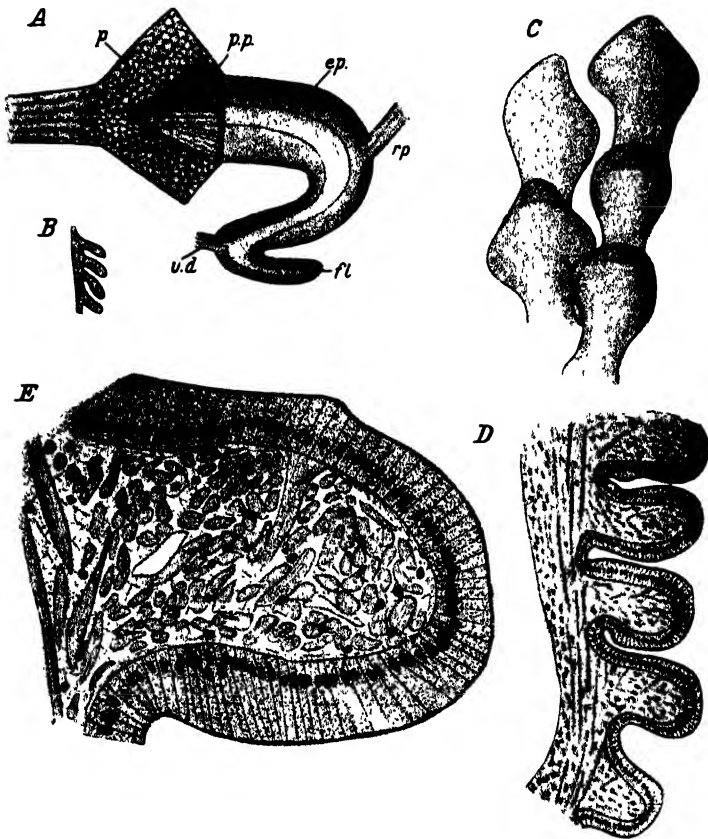


Abb. 25. *Cryptaegia pilsbryi*. A Männliche Genitalendwege, mit geöffnetem Penisschlauch, B Wandpapillen des Penisschlaches von der Seite, C dgl. von der Fläche, D dgl. im Schnitt, E eine Wandpapille stärker vergrößert. ep. Epiphallus, fl. Flagellum, p. Penis (geöffnet, p.p. Penisapille, rp. Retractor penis, v.d. Vas deferens. Vergr. A 3:1, B 8:1, C 30:1, D 60:1, E 250:1.

blase überzugehen. Vagina und dicker Teil des Bursastieles besitzen innen kräftige Längsfalten. Das Vas deferens, das nach CLAPP kurz sein soll, ist nach meinen Befunden doch nicht so kurz; es zeigte den gewöhnlichen Verlauf. An seiner Übergangsstelle in den Epiphallus sitzt ein kurzes Flagellum. Der relativ kurze Epiphallus biegt ziemlich scharf um und geht in den auffallend verbreiterten Penis über, besser in den Penisschlauch; denn in diesem findet sich eine kräftige, konische

Penispapille. An der Umbiegungsstelle setzt der Penisretraktor an, der wie gewöhnlich am Diaphragma entspringt.

Die Wand der Penisscheide ist mit dichtstehenden, zottenartigen Papillen besetzt, die gegen das Atrium in Längsreihen geordnet, schließlich von Längsfalten abgelöst werden (Abb. 25, A). Das Innere jeder Papille ist mit zahlreichen Muskeln erfüllt, zwischen denen Bindegewebe und Lacunen nur spärlich zu erkennen sind (Abb. 25, E). Über-

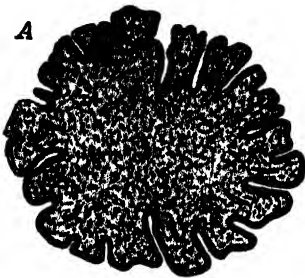


Abb. 26. *Cryptaegis pilsbryi*.
A Querschnitt durch die Penispapille (halbschematisch), B Epithel der Penispapille. Vergr.
A 15:1, B 600:1.

zogen wird die Papille von einem Epithel, dessen mäßig hohe Cylinderzellen nach dem Lumen zu einen cuticulaartigen Überzug aufwiesen. Ich konnte wegen des nicht absolut einwandfreien Konservierungszustandes nicht mit völliger Sicherheit die Natur dieses Überzuges erkennen, glaube aber doch, daß es sich nicht um eine Cuticula handelt, sondern um einen Sekretüberzug, der aus weiter oben liegenden Drüsen stammt. Die konische Penispapille zeigt eine stark zerklüftete Oberfläche (Abb. 26, A). Das Epithel gleicht dem der Papillen, nur sind die Zellen höher (Abb. 26, B). Auch hier dürfte der cuticulaähnliche Überzug nicht eine echte Cuticula sein. Das Innere der Papille ist von Muskeln, grobzelligem Bindegewebe und Lacunen erfüllt. Es handelt sich also um eine solide Papille, die nicht vom Samenkanal durchzogen wird. Dieser öffnet sich vielmehr an der Basis der Penispapille in die Penisscheide (Abb. 25, A).

Der an den Penisschlauch bzw. an die Penispapille anschließende Abschnitt des männlichen Ausführungsganges zeigt einen auffallenden Bau. Das relativ enge Lumen wird von einer dichten Hülle von Drüsen- und Muskelgewebe umgeben (Abb. 27, A). Eine genauere Prüfung ergibt, daß die großen, unregelmäßig gestalteten Drüsen nicht direkt in den Zentralkanal münden, sondern in Sammelkanäle, die erst ihrerseits mit dem Hauptgang in Verbindung treten. Das Epithel von Haupt- und Seitenkanälen besteht aus schmalen, niedrigen Zellen ohne Cilien (Abb. 27, C, D).

Penisschlauch und Vagina münden dann in ein außerordentlich kurzes Atrium, so daß schon eine minimale Vorwölbung genügt, die

beiden Öffnungen nach außen vortreten zu lassen, so wie es CLAPP auch tatsächlich beobachtete (l. c., S. 405, Fig. 47, 48).

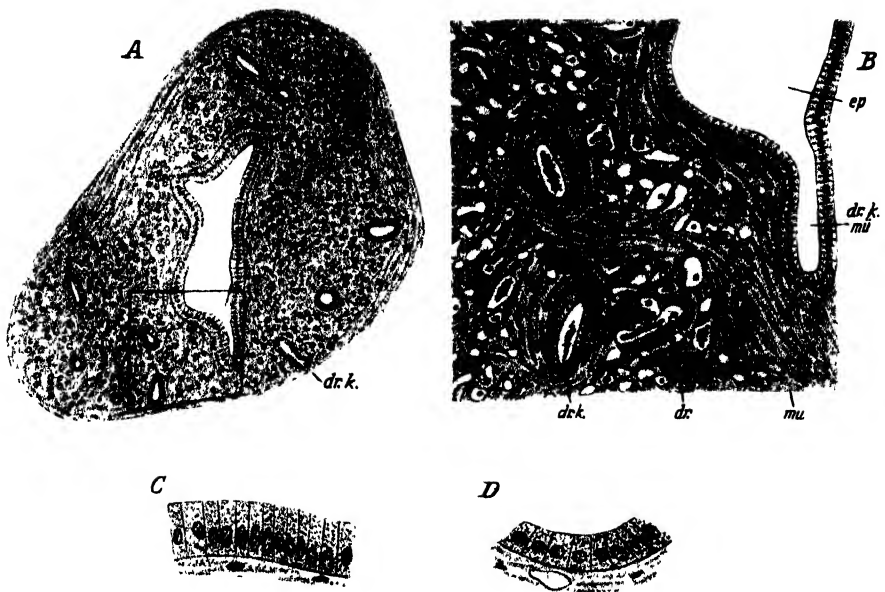


Abb. 27. *Cryptaegia pilsbryi*. A Querschnitt durch den Epiphallus (etwas schematisiert), B die in A markierte Stelle stärker vergrößert, C Epiphallusepithel, D Epithel eines Drüsenkanales. dr. Drüsen, dr.k. Drüsenkanal, dr.k.mü. Mündung eines Drüsenkanales in das Epiphalluslumen (ep.), mu. Muskeln. Vergr. A 30 : 1, B 100 : 1, C, D 450 : 1.

Der Pallialkomplex (Abb. 28) zeigt die gewohnte Lagerung der Organe. Die Niere ist auffallend lang, mehr als das Doppelte des Perikardlängsdurchmessers. Der primäre Ureter, anfangs ziemlich breit, nimmt im weiteren Verlauf eine normale Dicke an. Der sekundäre Ureter soll nach CLAPP offen sein. Ich konnte dies nicht bestätigen und muß annehmen, daß CLAPP hier ein Versehen bei der Präparation, vielleicht eine Zerreißung, unterlaufen ist. Um sicher zu gehen, stellte ich eine Querschnittserie durch den fraglichen Komplex her, aus der die umstehenden halbschematischen

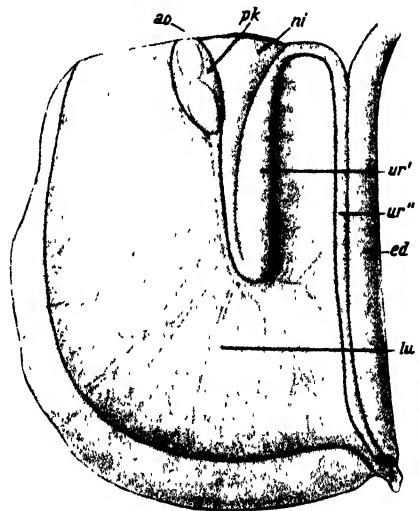


Abb. 28. *Cryptaegia pilsbryi*. Pallialkomplex. ao. Aorta, ed. Enddarm, lu. Lunge, ni. Niere, pk. Perikard mit Herz, ur', ur'' primärer, sekundärer Ureter. Vergr. 1,75 : 1.

Zeichnungen (Abb. 29) entnommen sind. Es kann hiernach kein Zweifel bestehen, daß der sekundäre Ureter vollständig geschlossen ist.

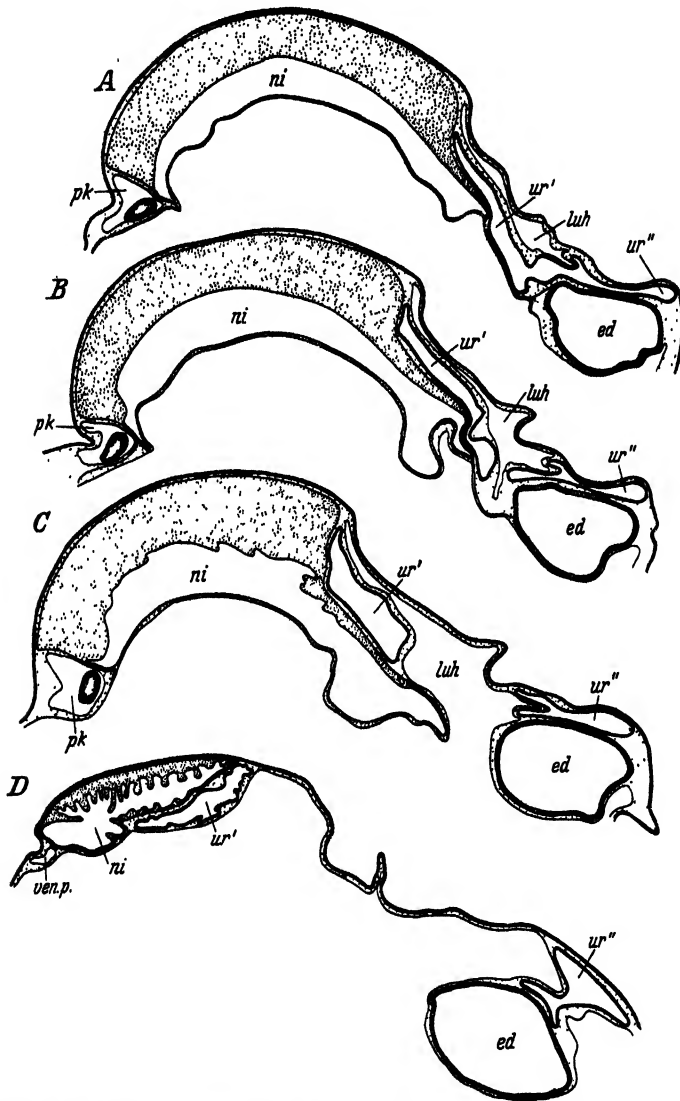


Abb. 29. *Cryptaegia pilsbryi*. Querschnitte durch den Pallialkomplex. A—C drei je 30 (10 μ -) Schnitte auseinanderliegende Schnitte durch das hintere Ende, in A der Übergang von primären in sekundären Ureter. D Schnitt etwa in halber Höhe der Niere. ed. Eddarm. luh. Lungenhöhle, ni. Niere (das Nierengewebe dicht punktiert), pk. Pericard, ur' primärer, ur'' sekundärer Ureter, ven.p. Vena pulmonalis. Vergr. 12:1.

Das Nervensystem (Abb. 30). Die im ganzen etwa kugeligen, durch eine kurze Commissur miteinander verbundenen Cerebralganglien lassen eine deutliche Gliederung im Proto-, Meta- und Mesocerebrum

erkennen. Ein Lobus accessorius ist zwar am Protocerebrum nicht abgesetzt, aber es findet sich je ein feiner, strangförmiger, jedoch cellullärer Fortsatz, der ohne Zweifel die Cerebraltube darstellt, die hier also relativ wenig rückgebildet wäre. Die paarigen Cerebralnerven entspringen alle ziemlich nahe beieinander am Ganglionvorderrand. Der Nervus olfactorius ist wie immer der stärkste. Ihm ganz dicht angelagert ist der N. opticus. Von den Tentakelscheidenerven (N. peritentacularis) konnte ich nur einen mit Sicherheit ermitteln, doch mag ein zweiter, sehr feiner von mir übersehen worden sein. Von den drei Nervi labiales ist der mittlere der stärkste, der äußere der schwächste. Etwas weiter hinten und seitlich entspringt am rechten Cerebralganglion der Penisnerv, der sich am ganzen Penis entlang bis zum Flagellum verfolgen ließ. Die drei Konnective haben ihre Wurzeln wieder dicht nebeneinander, das Cerebropleural und Cerebro-

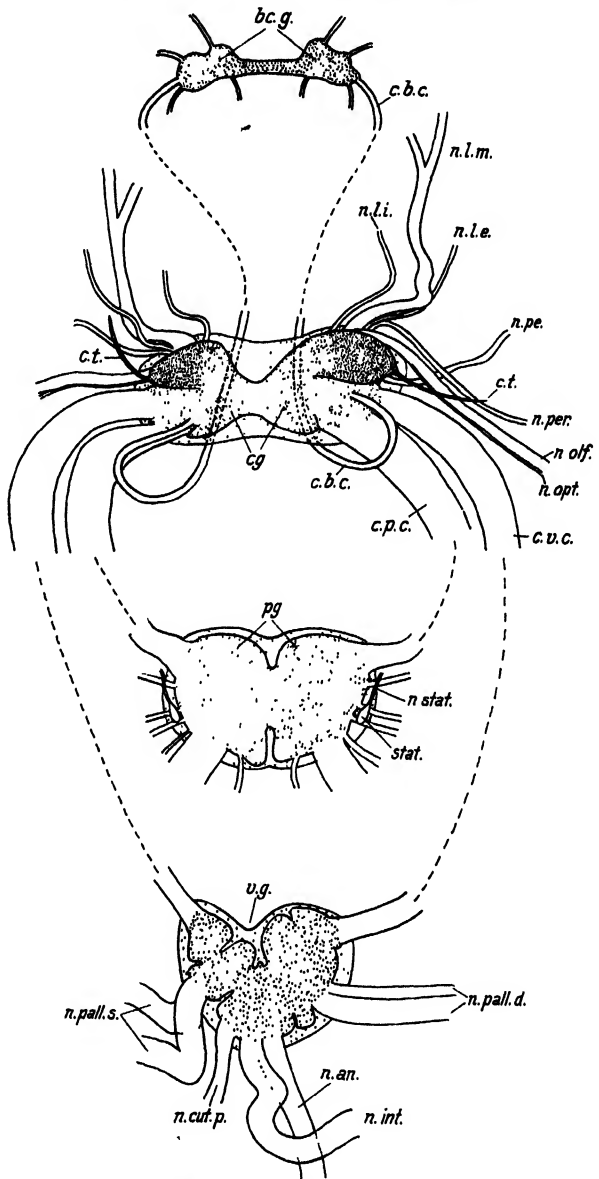


Abb. 30. *Cryptaegis pilsbryi*. Nervensystem. bc.g. Buccalganglion, c.b.c. Cerebrobuccalconnectiv, c.g. Cerebralganglion, c.p.c. Cerebropedalconnectiv, c.t. Cerebraltube, c.v.c. Cerebrovisceralconnectiv, n.an. Nervus anallis, n.cut.p. N. cutaneus pallialis, n.int. N. intestinalis, n.l.e. (i., m.) N. labialis externus (internus, medianus), n.olf. N. olfactorius, n.opt. N. opticus, n.pall.d.(s.) N. pallialis dexter (sinister), n.pe. N. penis, n.per. N. peritentacularis, n.stat. N. staticus, pg. Pedalganglion, stat. Statocyste, v.g. Visceralganglion. Vergr. 20:1.

Pedalkonnectiv etwas mehr seitlich, das Cerebro-Buccalkonnectiv mehr ventral.

Die Buccalganglien sind länglich, eiförmig und durch eine lange Commissur miteinander verbunden. Es gelang mir nur vier Buccalnerven aufzufinden, doch kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, daß ich keinen übersehen habe, da die Präparation eben an dieser Stelle sehr erschwert war.

Die rundlichen, dicht aneinander gerückten Pedalganglien zeigten kaum Besonderheiten. Jederseits ließen sich 6—7 Pedalnerven feststellen. Die Statocysten lagen auffallend seitlich als kleine ovale Bläschen.

Die Visceralkette zeigt eine weitgehende Verschmelzung ihrer Ganglien. Äußerlich ist sie ganz einheitlich, doch ist am aufgehellten Objekt immerhin eine gewisse Gliederung zu erkennen, so daß sich die ursprüngliche Fünzfzahl doch noch feststellen läßt. An den Pleuralkomplexen konnte ich keine Nervenwurzel finden. Die beiden Parietalkomplexe geben je zwei Nerven ab, deren Wurzel aber einheitlich ist. Es handelt sich also zweifellos um eine sekundäre Spaltung der Pallialnerven. Der Abdominalkomplex entsendet drei Nerven, die entsprechend denen bei *Helix pomatia* als N. analis, intestinalis und cutaneus bezeichnet werden dürfen, zumal sie die gleichen Innervationsgebiete haben wie dort.

Systematisch-phylogenetische Bemerkungen. Über die systematische Stellung der eigenartigen Form äußert sich CLAPP nur sehr vorsichtig. Wegen der Ähnlichkeit der Radula mit der von *Papuina* ist er »inclined to consider it as a very highly specialized and comparatively recent offshoot from *Papuina* of some closely related group« (1923, S. 406). CLAPP ordnet also die Gattung in die Gruppe der *Helicidae* (s. lat.), wogegen wohl kaum ein ernstlicher Einwand erhoben werden kann. Der äußere Habitus der Tiere läßt zwar bei flüchtiger Betrachtung den Gedanken aufkommen, daß es sich um eine Zonitide, speziell eine Ariophantide handeln könnte. Das Fehlen einer Schwanzpore sowie der Dreiteiligkeit der Sohle, vor allem aber der Mangel jeglicher Fußsaumfurchen, machen aber eine solche Annahme hinfällig. Tatsächlich verweisen die anatomischen Verhältnisse die Form zu den *Helicidae*. Unter diesen dürften wegen des Baues der Genitalien die Gruppen als nähere Verwandte in Betracht kommen, die PILSBRY (1894) als *Epiphallogona* zusammenfaßt, also etwa *Chloritis*, *Camaena*, *Planispira*, *Papuina* u. a. Mag auch das von PILSBRY angewandte Einteilungsprinzip heute nicht mehr ganz durchführbar sein, so gehören aber

gleichwohl die eben genannten Gattungen nahe zueinander, und THIELE (1926) faßt sie als *Pleurodontidae* zusammen. Allerdings besitzen fast alle hierher gehörigen Formen einen ausgesprochen ausgebreiteten oder umgeschlagenen Mundrand der Schale, was für die vorliegende Art nicht gilt. Man wird aber dieser Differenz keinen Wert zusprechen können, da ja *Cryptaegis* eine völlig vom Mantel überwachsene Schale besitzt, die naturgemäß nicht mehr die normalen Schalencharaktere aufzuweisen braucht. Es ist verständlich, daß Rudimentationen, die bei *Cryptaegis* nur mäßig in Erscheinung treten, zuerst am Schalenrand auftreten. Da aber die gesamte Anatomie nicht gegen eine Zuteilung zu dieser Gruppe spricht, so wird man diesem Schalenmerkmal keine Bedeutung zumessen können.

Weit schwieriger ist dann die Frage, mit welcher der zu den Pleurodontiden gehörigen Gattungen eine nähere Beziehung anzunehmen ist. Zunächst dürfen die beiden amerikanischen Gattungen *Pleurodonte* und *Solaropsis* ohneweiteres von einem Vergleich ausschneiden. Weiter scheint *Chloritis* nicht in Betracht zu kommen. Das Fehlen der Haarpunkte in Quincunxstellung bei *Cryptaegis* ist weniger von Bedeutung, da es durch die Überwachsung der Schale erklärt werden kann. Wesentlicher dürfte aber sein, daß die *Chloritis*-Arten flache bis scheibenförmige Schalen besitzen. Es ist nicht recht einzusehen, warum als Folge der Schalenverlagerung nach innen eine relativ so erhebliche Erhöhung des Gewindes eintreten soll, wie es doch *Cryptaegis* zeigt. Ich glaube doch, daß man höherschalige Formen als Ausgangspunkt nehmen muß, da das Überwachsen durch den Mantel doch vielmehr eine Schalenabflachung nach sich zieht. Es muß zugegeben werden, daß auch die flachen Formen von *Chloritis* aus höheren hervorgegangen sind. Demnach wäre an sich denkbar, daß *Cryptaegis* und *Chloritis* derselben Wurzel entstammen. Dagegen ist aber einzuwenden, daß dann das Alter von *Cryptaegis* erheblich höher sein müßte, so daß ohne Zweifel stärkere Schalenrudimentation eingetreten sein würde, als es tatsächlich der Fall ist. Ich glaube, man wird CLAPP ohne Bedenken recht geben können, wenn er die neue Form als relativ jung anspricht, d. h. man wird Formen als Ausgangspunkt nehmen müssen, die auch jetzt noch ein verhältnismäßig hohes Gewinde erkennen lassen. Aus diesem Grunde glaube ich auch *Planispira* aus einem Vergleich ausschneiden zu können. Dazu kommt, daß letztere einen glatten Kiefer besitzt. Wenn man auch der Kiefergestaltung nicht allzuviel Wert für phylogenetische Erörterungen zusprechen darf, so wird man bei der schon erwähnten relativ späten Herausbildung der *Cryptaegis* doch auch

diesen Punkt berücksichtigen können. Dann darf auch die Gattung *Obba* ausscheiden. Wohl kaum als nahe verwandt dürfen die auf Australien beschränkten Gattungen *Thersites* und *Xanthomelon* angesehen werden. Die in der Form ziemlich variiierende Schale läßt auch Formen erkennen, die als Ausgangspunkt dienen könnten; auch der gebogene, gerippte Kiefer ist nicht erheblich abweichend. Mehr gilt dies von der Radula. Indessen spricht manches dafür, daß *Thersites*-Formen relativ früh nach Australien gelangt sind und erst dort ihre Mannigfaltigkeit herausgebildet haben, aber von dort aus dann nicht in das papuanisch-melanesische Gebiet eingedrungen sind. Eine ähnlich weite Variation der Schalenform lassen die Arten der Gattung *Camaena* erkennen, so daß an sich auch hier die Wurzel für *Cryptaegis* gesucht werden könnte, zumal Kiefer und Radula, letztere besonders in den Marginalzähnen stärker abweichend, sowie das Vorhandensein einer Penisapille weitere Vergleichsmöglichkeiten bieten. Nehmen wir aber das Verbreitungsgebiet dieser Gattung, das vornehmlich auf Süd- und Südostasien und den Indischen Archipel mit Ausläufern nach Neuguinea beschränkt ist, so läßt sich *Cryptaegis* wohl kaum in nähere Beziehung dazu bringen. Es wird zwar eine Art, *Camaena grossularia*, von den Salomoninseln angegeben, doch scheint mir deren Existenz nicht über allen Zweifel erhaben. Jedenfalls glaube ich doch eine Gattung als Stammform annehmen zu müssen, die speziell im Gebiet der Salomoninseln häufig und artenreich vertreten ist. In erster Linie kommt da wohl die Gattung *Papuina* in Betracht, an die ja bereits CLAPP gedacht hatte. Sein Hauptargument erblickt er in der Radula, die »almost identical with that of *Papuina vexillaris* as figured by PILSBRY (Man. Conch. 1894, ser. 2, 9, pl. 37, fig. 10)« (1923, S. 406) sein soll. Diese Ähnlichkeit — das »almost identical« scheint mir auf Grund meiner Untersuchung ein wenig zu viel zu sein — muß man ohne weiteres zugeben, doch darf man den Wert nicht überschätzen. *Papuina* ist eine ausgesprochene Baumschnecke, und man darf ohne Bedenken annehmen, daß die Verbreiterung der Radulazahnspitzen zum Schneiden eine Anpassung an die Blattnahrung, allgemeiner an die herbivore Ernährung, ist. Auch *Cryptaegis* ist rein herbivor, wie schon CLAPP angibt, und wie ich durch Untersuchung des Mageninhaltes meiner Tiere durchaus bestätigen kann. Daß aber eine gleiche oder sehr ähnliche Nahrung auch bei Arten, die sicher ganz verschiedenen Gruppen zugehören, eine auffallend übereinstimmende Radulaforn hervorbringen kann, bedarf kaum einer erneuten Erörterung. Immerhin, wenn meine Annahme zu Recht besteht, daß *Cryptaegis*

sich erst relativ spät herausgebildet hat, so kann diese Übereinstimmung doch einen brauchbaren Hinweis geben. Nehmen wir noch andere Merkmale der *Papuina* zum Vergleich, so zeigt sie in der Schale weitgehende Verschiedenheiten und besitzt Formen, deren Schale sehr wohl Ausgangspunkt für die *Cryptaegis*-Schale sein könnte. Der dünne und schwache Kiefer findet sich in ähnlicher Konsistenz bei *Cryptaegis*, hier allerdings eigenartiger gestaltet und durchgehend gerippt, während er bei *Papuina* nur im mittleren Abschnitt Rippen trägt. Eine Penisapille kommt beiden Gattungen zu. Das Flagellum, das bei *Cryptaegis* mäßig stark entwickelt ist, fehlt bei *Papuina* oft, doch ist dies sicher ein sekundäres Verhalten, da manche Arten ein Rudiment, einzelne sogar ein sehr kleines Anhangsgebilde aufweisen. Und endlich besteht in der Gestalt des Nervensystems eine weitgehende Übereinstimmung, wenn man die von BARGMANN (1930, S. 40, Tabula 2, Fig. 24) gegebene Beschreibung und Abbildung mit meinen Befunden vergleicht. So sprechen also mancherlei Merkmale für einen engeren Zusammenhang zwischen *Cryptaegis* und *Papuina*.

Nun beschreibt aber CLAPP (1923) einige neue Arten, die er zu *Crystallopsis* stellt. PILSBRY (1894) betrachtet *Crystallopsis* als Sektion der Gattung *Helicostyla*, die ihrerseits zu den *Belogona Euadenia* gerechnet wird. THIELE ordnet *Helicostyla* der Familie *Eulotidae* zu. In jedem Fall aber müßten die Arten an den Genitalien einen Liebespfahl besitzen. Aber bei keiner der von CLAPP untersuchten Arten ist ein solcher vorhanden. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, diese Differenz im einzelnen zu erklären. Wenn die von CLAPP untersuchten Tiere tatsächlich zu *Crystallopsis* gehören, dann stehen sie im engsten Zusammenhang mit *Papuina*; denn die Form der Radulazähne und der Bau der Genitalien zeigt weitgehendste Übereinstimmung. Der Kiefer aber ist bis zu den Enden hin fein gerippt. Vergleichen wir nun *Cryptaegis* mit diesen Arten von *Crystallopsis*, so ist die Gleichheit beider noch überraschender als mit *Papuina*. Ich glaube also, daß *Cryptaegis* aus derselben Wurzel stammt, die nach anderer Seite hin diesen *Crystallopsis*-Arten den Ursprung gegeben hat, wobei aber nochmals betont sei, daß ich dabei nur die von CLAPP untersuchten Arten heranziehe, nicht PILSBRYs Angaben, auf Grund deren CLAPPS Formen gar keine *Crystallopsis* sein könnten.

Zusammenfassend läßt sich also doch wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß *Cryptaegis* mit *Papuina* am nächsten verwandt ist und sich relativ spät erst von diesem Zweig abgespalten hat.

Literaturverzeichnis.

- ANDRÉ, E., 1898: La fossette triangulaire caudale des Arions. Rev. Suisse Zool. Bd. 5.
- BARGMANN, H. E., 1930: The Morphology of the Central Nervous System in the Gastropoda Pulmonata. Journ. Linn. Soc. London, Zool. Bd. 37.
- BLANFORD, W. T. and GODWIN-AUSTEN, H. H., 1908: The Fauna of British India. Mollusca. London.
- CLAPP, W. F., 1923: Some Mollusca from the Salomon-Islands. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Bd. 65 (1921—1924), Nr. 11.
- GODWIN-AUSTEN, H. H., 1889—1912: The Land and Freshwater Mollusca of British India. Calcutta.
- JACOBI, A., 1898: Japanische beschalte Pulmonaten. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. Bd. 12, Teil 1.
- MARTINI und CHEMNITZ, 1854: Conchylien-Cabinet. Bd. 1, Abt. 11, Vitrina und Succinea.
- OBERWIMMER, A., 1909: Mollusken. In: K. RECHINGER, Botanische und zoologische Ergebnisse einer wissenschaftlichen Forschungsreise nach den Samoainseln, dem Neuguinea-Archipel und den Salomoninseln. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 84.
- PFEFFER, G., 1878: Beiträge zur Naturgeschichte der Schnecken. I. Die Nanniden. Jahrb. deutsch. malak. Ges. Bd. 5.
- 1883: Beiträge zur Naturgeschichte der Lungenschnecken. 6. Die Nanninen, spezieller Teil. Abhandl. naturw. Ver. Hamburg. Bd. 7, Abt. 2.
- PFEIFFER, L., 1853: Diagnosen neuer Heliceen. Zeitschr. Malakozool. Bd. 10.
- PILSBRY, H. A., 1891 und 1894: Manual of Chonchology (2). Bd. 7 und 9.
- REEVE, L. A., 1862: Chonchologia Iconica. London.
- SABASIN, P. und F., 1899: Die Land-Mollusken von Celebes. Bd. 2. Wiesbaden.
- SEMPER, C., 1870: Landmollusken. Reisen im Archipel der Philippinen. II. Teil. Wiss. Res. Bd. 3 (Lief. 1). Wiesbaden.
- 1880: Einige Bemerkungen über den Kalksack des Samenleiters der Zonitiden. Nachrichtenbl. deutsch. malakozool. Ges. Bd. 12.
- SIMROTH, H. (-HOFFMANN, H.), 1914(—1928): Pulmonata. In: BRONN, Klass. Ord. Tierreich. Bd. 3, Abt. 2. Leipzig.
- SMITH, E. A., 1885: On a collection of shells from the Salomon Islands. Proc. Zool. Soc. London.
- THIELE, J., 1926: Mollusca. In: KÜKENTHAL, Handb. d. Zool. Bd. 5.
- WIEGMANN, F., 1894: Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des indischen Archipels. In: WEBER, Zool. Erg. Reise Niederl.-Ost-Indien. Bd. 3.
- 1898: Landmollusken (Stylommatophoren). Zootomischer Teil. Abhandl. Senckenberg. Ges. Bd. 24.

Über Triaenonychiden.

(VI. Ergänzung der »Weberknechte der Erde«, 1923.)

Von

Dr. C. Fr. Roewer (Bremen).

(Im Oktober 1930.)

Mit 31 Abbildungen im Text.

Im folgenden beabsichtige ich diejenigen *Triaenonychidae* der Subord. *Opiliones-Laniatores* zu besprechen, die 1923 in meiner Monographie »Die Weberknechte der Erde« (weiterhin stets zitiert: »W, p. . .« oder »W, Fig. . . .«) nicht genannt wurden bzw. seit 1923 als neu hinzukommen, um sie in das 1923 gebrauchte System einzustellen.

Leider bin ich durch Beschränkung des mir zur Verfügung gestellten Druckraumes auch hier wieder gezwungen, die 1923 angewendeten Wortkürzungen der Termini technici in derselben Weise wie damals anzuwenden und außerdem in den Wortdiagnosen der Arten diejenigen Merkmale nicht besonders zu besprechen, die aus den genau gezeichneten Textabbildungen eindeutig zu ersehen sind. Um Irrtümern vorzubeugen, führe ich in folgender Tabelle die angewendeten Wortkürzungen noch einmal auf:

1. Abkürzungen für die Termini technici.

A = Area	Do = Dorn	L = Länge
a = apical	f = frei, freie, freies	l = lateral
Abd = Abdomen	Fe = Femur	Lf = Längsfurche
Astr = Astragalus	fr = frontal	Lm = Längsmesser
B = Bein	FR = Frontalrand,	LR = Lateralrand
b = basal	Stirnrand	Lr = Längsreihe
Be = Beine	G = Glied, Glieder	m = medial
Cc = Calcaneus	g = Genus, Gattung	mn = median
Ch = Cheliceren	gl = gliedrig	Mt = Metatarsus
Cp = Carapax	j = jederseits	Opa = Operculum anale
Cx = Coxa	Kl = Klaue, Kralle	Opg = Operculum
d = dorsal	Kpr = Körper	genitale

p = postical, anal	Rr = Randreihe	Ta = Tarsus
p. = pagina, Seite	Sc = Scutum	Tg = Tergit, Tergite
Pp = Palpen	SGM = sekundäre Ge-	Ti = Tibia
PR = Posticalrand,	schlechtsmerkmale	To = Tuber oculorum,
Hinterrand	sp. = Species, Art	Augenhügel
Pt = Patella	St = Sternit, Sternite	Tr = Trochanter
Qf = Querfurche	Stg = Stigmen	v = ventral
Qr = Querreihe	Stn = Sternum	

2. Abkürzungen in Zeichen.

> länger als	< kürzer als	= ebenso lang wie
± mehr oder weniger		

3. Abkürzungen für Heimatländer.

Austr. = Australien, Festland	S.Afr. = Südafrika
Madg. = Madagaskar	S.Amer. = Südamerika
N.Amer. = Nordamerika	S.W.Afr. = Südwestafrika
N.S.Wa. = Neusüdwaies	Tas. = Tasmanien
N.Z. = Neuseeland	Vic. = Victoria
Ql. = Queensland	W.Austr. = Westaustralien.

Aus den genannten Abkürzungen verwende ich auch deren Zusammensetzungen wie:

d-a = dorsal-apical,	Ta-G = Tarsenglieder.
----------------------	-----------------------

Die Zahlen mit Punkt geben Ordnungszahlen (1. = erster), die Zahlen ohne Punkt dagegen Grundzahlen (1 = eine, 2 = zwei) an.

Die Bezeichnung der Körperteile und ihrer Lage ist die 1923 von mir gebrauchte.

Als ich im Jahre 1914 im Arch. f. Naturg. LXXX, fasc. 12, p. 61—168 eine Revision der *Triaenonychidae* mit vielen bis dahin unbekannten Gattungen und Arten veröffentlichte, legte ich auf Grund eines reichlichen Materials die Merkmale dar, welche für die Trennung der Gattungen in Betracht kommen. Die Familie zerfällt nach der Form des Stn in 3 Subfamilien, die von Pocock 1902 als selbständige Familien angegeben wurden. Diese 3 Subfamilien werden seither noch unterschieden. Die gattungstrennenden Merkmale innerhalb dieser Subfamilien sind: 1.) die Gliederung der Ta der Be; 2.) die Längenverhältnisse des Cc und Astr am 1. und 2. Mt; 3.) die Ausbildung der Kl am 3. und 4. Ta; 4.) die Bewehrung des 1. B; 5.) die Stellung und Bewehrung des To zum FR des Cp; 6.) die Ausbildung und Bewehrung des FR des Cp und 7.) die Bewehrung des Sc und des 1.—3. f Tg des Abd.

Die 1914 aufgeführten Gattungen und Arten habe ich unter Hinzufügung weniger neuer 1923 in meine »Weberknechte der Erde« über-

nommen, ohne die von HOGG in den »Proc. Zool. Soc. London 1920, p. 31--48, Tafel 1—3« veröffentlichte Arbeit »Some Australian *Opiliones*« gekannt zu haben. Die dort genannten neuen Arten wurden daher 1923 von mir leider nicht berücksichtigt und sollen hier in dieser »VI. Ergänzung« ihre Stellung im System finden. Eine Durchprüfung dieser HOGGschen Arten ist um so mehr notwendig geworden, als HOGG, wie sich in folgender Untersuchung erweisen wird, in seinen Angaben eine Reihe von Irrtümern unterlaufen sind, und er weiterhin junge Tiere vielfach als erwachsene beschreibt und somit zu generellen und speziellen Feststellungen kommt, die sich nicht halten lassen. Ich hoffe diese an Hand der Nachuntersuchung nachweisen zu können und gehe die HOGGschen Arten der Fam. *Triaenonychidae* von 1920 der Reihe nach durch. Zunächst führe ich sie in ihren einzelnen Stücken in folgender Liste auf, in welche die von HOGG vernachlässigten Merkmale eingetragen sind, wie sie mir auf meine Bitte in überaus freundlicher Weise bereits am 26. Juni 1924 Herr S. HIRST aus dem Brit. Mus. London mitteilte, nachdem er sie an den dortigen Typen und Cotypen HOGGS nachprüfen konnte.

Um weitere Feststellungen machen zu können, habe ich durch die Freundlichkeit von Miß S. FINNEGAN aus dem Brit. Mus. London diejenigen der HOGGschen Arten leihweise zur Revision erhalten, die in folgender Liste mit einem \times bezeichnet sind. Ich möchte nicht versäumen, Miß S. FINNEGAN auch an dieser Stelle für die so bereitwillige Verleihung jenes Materials meinen herzlichen Dank auszusprechen, wird es doch nun möglich, die vielen Fragen, die sich an die Angaben HOGGS anschließen, aufzuklären.

Zunächst möchte ich über die Gliederung der B-Ta noch einmal zusammenfassend feststellen:

Die aus dem Ei entschlüpfenden jungen Tiere haben die Ta-G 1, 1, 1, 1, die sich dann häutenden, immer noch nicht erwachsenen Tiere die Ta-G 2, 2, 3, 3, und erst die erwachsenen Tiere erreichen die endgültige Gliedzahl des 1. Ta mit (selten nur 2, bei *Ceratomontia*) 3, 4, 5 oder 6 und mehr G, 2. Ta mit (selten nur 3, bei *Ceratomontia*) 5, 6 oder mehr (dann variabel) G, 3. Ta und 4. Ta mit (selten nur 3, bei *Ceratomontia*) 4 G (ob *Metanuncia* am 3. und 4. Ta 5 G hat, bleibt nach wie vor fraglich, da vielleicht der Cc dieser Be mitgezählt worden ist; ich habe Formen dieser Gattung noch nicht gesehen). Der Endabschnitt des 1. Ta ist 2- (selten 3-) und der des 2. Ta 3- (seltener 4-) gl. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet nur die südafrikanische Gattung *Ceratomontia* und einige Formen der Subfam. *Triaenobuninae*, bei denen der Endabschnitt des 1. Ta nur 1- und der des 2. Ta nur 2gl ist.

× 17.	1 ♂	<i>Nuncia smithi</i>	Hawkes Bay	very short	short	3, 8, 4, 4	2, 3
× 18.	1 ♀		»	»	»	3, 9, 4, 4	2, 3
19.	1 ♀		Picton	»	»	3, 8, 4, 4	2, 3
20.	1 ♀			»	»	3, 9, 4, 4	2, 3
21.	1 ♂	<i>Monoryzomma hendei</i>	Hende 'S Ferry	very short	short	5, 16, 4, 4	2, 3 in bad condition
× 22.	1 ♂	<i>Monoryzomma tuberculatum</i>	Mt. Algidius	very short	short	3, 10, 4, 4	2, 3
23.	1 ♂		»	»	»	3, 10, 4, ?	2, 3
24.	1 ♂		»	»	»	3, 10, 4, 4	2, 3
× 25.	1 ♀		»	»	—	2, 2, 3, 3	immature
26.	1 ♀		»	—	—	2, 2, 3, 3	»
× 27.	1 ♂	<i>Monoryzomma trailii</i>	Stewart Isl.	very short	very long	5, 7, 4, 4	2, 3
× 28.	1 ♀		»	—	—	2, 2, 3, 3	immature
29.	1 ♂	<i>Algidia cuspidata</i>	Mt. Algidius	very short	short	2, 2, 3, 3	Opg with cusps
30.	1 ♂		Rakaia Gorge	»	»	2, 2, 3, 3	»
31.	1 ♂		Mt. Algidius	»	»	2, 2, 3, 3	»
× 32.	1 ♂		Rakaia Gorge	»	»	2, 2, 3, 3	»
			Mt. Remarkables				»
			L. Wakatipu				»
33.	1 ♀		Starve-all	»	»	3, 7, 4, 4	2, 3
× 34.	1 ♂		Canterbury	»	»	3, 6—7, 4, 4	2, 3
× 35.	1 ♂	<i>Triaenobunus acuminatus</i>	Holliford River	very short	short	2, 2, 3, 3	1, 1
36.	1 ♂		»	»	»	2, 2, 3, 3	1, 1
37.	1 ♂		»	»	»	2, 2, 3, 3	1, 1
× 38.	1 ♂		»	»	»	broken off	—

HOGG hat diese Verhältnisse nicht berücksichtigt, trotzdem schon SOERENSEN und LOMAN viel früher auf ihre Bedeutung hingewiesen hatten. So kommt es, daß HOGG junge Tiere als erwachsen ansah, und das um so mehr, als er auch die Ausbildung der beiderseits sägezahnigen Kl des 3. und 4. Ta bei jungen Tieren nicht beachtet, ein Fehler, der ihn schon 1910 junge Tiere als besondere Arten aufstellen ließ.

Ich spreche jetzt die einzelnen Tiere der obigen Tabelle nach der ihnen von mir hinzugefügten Nummer durch.

Nr. 1—5: *Triaenonyx cockayni* HOGG. Von diesen 5 Tieren sah ich aus dem Brit. Mus. London nur Nr. 2, 3 und 4 in einer Tube, beschriftet:

»1924. III. 1. --- 1211 -15 --- G 50 — *Triaenonyx cockayni* HOGG Type, 1 ♂, 4 ♀. — Kapiti Island S. W. of N. I. N. Z. --- L. COCKAYNE — HOGG Coll.«

Die mir von Herrn HIRST mitgeteilten Angaben über die Ta-G der Be treffen zu; der Cc des 1. Mt ist viel < Astr. Die Tiere können also keine *Triaenonyx*-Arten sein. Der niedrige, unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigende To weist unbedingt auf die Gattung *Nuncia*, innerhalb deren meine Tabelle (W, p. 591) zweifellos die Art *Nuncia sperata* LOM. (N. Z.) ergibt. HOGGs Ansicht, daß bei *Nuncia* der To etwas von der Mitte des FR des Cp entfernt ist, ist irrig. Es ist zu setzen: *Triaenonyx cockayni* syn. mit *Nuncia sperata* LOM.

Nr. 6 -16: *Triaenonyx variegata* HOGG. Von diesen 11 Tieren, die HOGG, der in seiner Diagnose keinerlei G-Zahl des 1. 4. Ta angibt, von dieser Art vorliegen, erhielt ich aus dem Brit. Mus. London

Nr. 6—8 in einer Tube, beschriftet mit Bleistift:

»*Triaenonyx variegata* n. sp. (Types), Holliford River N. Z. — T. HALL — K 21.«

ferner mit Tinte auf besonderem Etikett:

»1924. III. 1. - - 1221--24. - - K 21 - - *Triaenonyx variegata* HOGG — 3 ♀ Cotype — Holliford River N. Z. - - T. HALL - - K 21.«

Diese 3 von HOGG als ♀ bezeichneten Tiere sah HIRST schon als »very immature« an. Die von ihm und mir festgestellte G-Zahl des 1.—4. Ta (vgl. Tabelle) ergibt dies zweifelsfrei; mithin entfällt für diese Tiere der Name vollständig. Dasselbe gilt für Nr. 9, die ich nicht sah. Nr. 10 sah ich aus dem Brit. Mus. London beschriftet mit:

»*Triaenonyx variegata* HOGG ♀ Cotype Mt. Oakden, Rakaia Gorge, N. Z. — HOGG Coll.«

Auch hier ist die G-Zahl des 1.—4. Ta 1, 1, 1, 1, das Tier ist also als ganz »immature« namenlos zu belassen wie Nr. 6. Nr. 11—16, die

von HOGG in seiner Arbeit als 4 ♂ und 2 ♀ angegeben werden, erhielt ich ebenfalls aus dem Brit. Mus. London in einer Tube, die beschriftet war mit:

»*Triaenonyx variegata* or *testaceus*? HOGG — Paradise, L. Wakatipu, N. Z. — HOGG Coll.«

Davon haben Nr. 13 und 15 die Ta-G 1, 1, 1, 1, und Nr. 11, 12, 14 und 16 die Ta-G 2, 2, 3, 3, es sind also sämtlich junge Tiere, die, weil unbestimmbar und mit anderen Gattungen unvergleichbar, keinen Namen bekommen können. Es muß also der Name *Triaenonyx variegata* HOGG völlig gestrichen werden.

Nr. 17—20: *Nuncia smithi* HOGG. Von diesen 4 Tieren, die HOGG vorlagen, sah ich nur Nr. 17 und 18 in einer Tube aus dem Brit. Mus. London, beschriftet mit Bleistift:

»*Monoxymma Smithi* sp nov K 24 — Hawkes Bay: W W. SMITH 12. 10. 05«

und auf besonderem Etikett mit Tinte:

»1924. III. 1. --- 1242—43 — *Nuncia smithi* HOGG, ♂ ♀, Type — Hawkes Bay, N. Z. — W. W. SMITH — HOGG Coll.«

Da ich also den Typus vor mir habe und nach HIRSTS Feststellung auch die beiden ♀♀ (Nr. 19 und 20) aus Picton (Norden der Südinself N. Z.), welche ich nicht zu Gesicht bekommen habe, die gleiche G-Zahl des 1.—4. Ta besitzen wie der Typus, so kann hier die Stellung dieser Art besprochen werden. Sie ist sicher eine *Nuncia*, denn abgesehen von der Ta-G (3, 8—9, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl) steht der niedrige To dem unbewehrten FR des Cp sehr nahe, auch ist das Sc völlig unbewehrt. Die Gattung *Monoxymma*, wie auf dem Bleistiftetikett der Tube steht, kann wegen Form des To, abgesehen von der G-Zahl des 1.—4. Ta, gar nicht in Frage kommen. Die Abbildung, die HOGG 1920 Tafel 2, Fig. 9a, vom To dieser Art gibt, ist falsch, denn beide mir vorliegenden Tiere (Typen!) haben den To, der dem FR des Cp viel näher liegt, als es in HOGGS Figur gezeichnet ist, gleichmäßig gerundet und gewölbt, ohne Einkerbung, also so, wie er für *Nuncia* charakteristisch ist. --- *Nuncia smithi* (HOGG) hat große Ähnlichkeit mit *Nuncia sublaevis* (Poc.), und es trifft für sie die Form der Maxillarloben der 2. Cx, wie sie Pocock 1902, S. 410, Fig. 84D für *Nuncia* (*Triaenonyx*) *sublaevis* gibt, weiter mehr zu als diejenige, welche HOGG selber von *Nuncia smithi* auf seiner Tafel 2, Fig. 9b, abbildet. Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Arten, der für die Trennung beider Species beibehalten werden muß, besteht darin, daß bei *Nuncia sublaevis* das fein chagrinierte Sc mit feinen Körnchen-Qr

versehen ist, während das ebenfalls fein chagrinierte Sc bei *Nuncia smithi* keine Spur davon zeigt. Das ♀, welches HOGG im Gegensatz zum »deep redbrown« ♂ als »pale yellow« beschreibt, ist nicht ausgefärbt und hat noch weiches Chitin nach überstandener letzter Häutung. Weitere Vervollständigungen der HOGGSchen Diagnose von *Nuncia smithi* (Bewehrung der Pp und Be) werden weiter unten bei Einstellung unter die übrigen Arten dieser Gattung gegeben (S. 152 und Abb. 1).

Dann beschreibt HOGG 1920 3 neue Arten der Gattung *Monoxyomma* Poc. (1903), die in 2 Arten bisher nur vom Australkontinent bekannt ist. Die erste dieser 3 Arten (Nr. 21 meiner Tabelle) *M. hendei* habe ich nicht zu Gesicht bekommen und bin daher Herrn HIRST für seine die HOGGSche Diagnose ergänzenden Mitteilungen besonders dankbar. HIRST notiert mir das eine ♂, das bisher allein vorliegt, als »in bad condition«, stellt aber die G-Zahl des 1.—4. Ta mit 5, 16, 4, 4 und den Endabschnitt des 1. Ta 2- und den des 2. Ta 3gl fest. Alles andere muß ich aus HOGGS Diagnose und Abbildung (seine Tafel 3, Fig. 10a, b) entnehmen und ersehe daraus, daß der Cp-FR unbewehrt (vgl. HOGGS Tabelle l. c., p. 43) und durch eine deutliche Qf abgesetzt ist; dahinter erst erhebt sich der mit 1 mn Dorn besetzte To. Auch gibt HOGG keine Bewehrung der Be an. Aus alledem ergibt sich, daß es sich hier um keine *Monoxyomma*-Species handeln kann, sondern um eine neue Gattung, die ich *Hendea* nennen will. *Hendea* unterscheidet sich von *Monoxyomma* durch die Qf des Cp-FR und besonders durch den 5gl 1. Ta, von der ihr nahestehenden Gattung *Equitius* SIM. durch den unbewehrten Cp-FR. Die Stellung der Gattung *Hendea* zu den anderen Gattungen und die Diagnose von Gattung und Art (diese nach HIRST ergänzt) möge weiter unten an gegebener Stelle Platz finden.

Die zweite von HOGG als neu, aus N. Z. stammende *Monoxyomma*-Art ist *M. tuberculatum*, von der er 5 Stück (3 ♂ und 2 ♀) angibt (vgl. meine Tabelle, Nr. 22—26); von diesen erhielt ich aus dem Brit. Mus. London nur Nr. 22 und 25 in einer Tube, beschriftet mit:

»1924. III. 1. — 1280—84 — K 17 — *Monoxyomma tuberculatum* HOGG Type -- Mt. Algidius, Rakaia Gorge, N. Z. — HOGG Coll.«

Ich kann an den beiden Tieren die Angaben, die mir HIRST für alle 5 machte, vollauf bestätigen; es fallen somit für die Diagnose der Art Nr. 24 und 25 als junge Tiere, die HOGG für erwachsene ♀♀ hielt, völlig aus. Es bleiben also nur die 3 ♂♂, von denen mir der Typus (Nr. 22 meiner Tabelle) vorliegt. Dieses eine ♂ hat die Ta-G 3, 10, 4, 4 und den Endabschnitt des 1. Ta 2- und den des 2. Ta 3gl, das 1. B ist unbewehrt, die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta sind viel <

deren Mittelast, der bewehrte Cp-FR hat keine Qf und der To steht vom Cp-FR entfernt und besitzt einen mn Dorn. Also kann auch diese Art keine *Monoxyomma* sein, deren 1. Ta 6—7 gl ist, deren 1. B bewehrt und deren Sc-Bewehrung abweichend ist. Am nächsten würde der Nr. 22 meiner Tabelle noch der australfestländische *Jenolanicus* RWR. stehen, ist aber von ihm durch das Fehlen der Qf des Cp-FR und eine andere Sc-Bewehrung zu unterscheiden. Ich stelle daher *Monoxyomma tuberculatum* Hogg in eine neue Gattung, die ich *Prasma* nenne und deren nach Befund der Type Hoggs revidierte und berichtigte Diagnose und Abbildung weiter unten gegeben wird.

Die dritte neue N. Z.-Art von *Monoxyomma* ist *M. trailli* Hogg, von der der Autor 1 ♂ und 1 ♀ angibt (Nr. 27 und 28 meiner Tabelle), die ich beide aus dem Brit. Mus. London erhielt mit der Beschriftung:

»1924. III. 1. — 1276—77 K 23 — *Monoxyomma trailli* Hogg ♂ ♀, Type — Stewart Isl. N. Zeal. — W. TRAILL — HOGG Coll.«

Die HIRSTschen Befunde meiner Tabelle kann ich an beiden Tieren bestätigen; doch möchte ich das Tier Nr. 27 meiner Tabelle, das HOGG als ♂ ansieht, für ♀ halten. Die G-Zahl des 1.—4. Ta des zweiten Tieres (Nr. 28 meiner Tabelle), das HOGG als erwachsenes ♂ bezeichnet, beweist, daß es ein nicht erwachsenes (auch von HIRST als »immature« bezeichnetes) Exemplar ist, was auch durch die mehrfache Bezähnelung j der an den Kl des 3. und 4. Ta bestätigt wird. Somit wird Hoggs Bemerkung (1920, l. c. p. 46: »the tarsal joint . . . in some cases«) hin-fällig, da er nicht bemerkte, daß er ein ganz junges Tier vor sich hatte mit gezähnelten Kl des 3. und 4. Ta, sondern es für ♀ hielt. Zieht man nun in Betracht, daß aller Wahrscheinlichkeit nach das von HOGG für ein ♂ gehaltene Tier (Nr. 27 meiner Tabelle) in Wirklichkeit ein ♀ ist und die für die Gattung »*Soerensenella*« am 3. und 4. Ta charakteristischen Kl mit sehr großen Seitenästen besitzt, so muß die Ansicht Hoggs, als ob es sich bei dieser Form um SGM handle, zunächst zurückge-wiesen werden, und Hoggs *Monoxyomma trailli* wird eine einwandfreie *Soerensenella bicornis* Poc. (♀), wie sie aus N. Z. bekannt wurde (vgl. S. 155).

Nr. 29—34: *Algidia cuspidata* HOGG (nec. *Algidius* SIMON *Lycosidarum* 1898). Die von HOGG 1920 in diese Gattung und Art gestellten Tiere habe ich in zwei Exemplaren aus dem Brit. Mus. London gesehen, und zwar in 2 Tuben, die beschriftet waren, Nr. 32 meiner Tabelle mit:

»1924. III. 1. — 1268 — K 22 — *Algidia cuspidata* HOGG ♂ Cotype — Staircase, Mt. Remarkables, N. Z. — J. HALL — HOGG Coll.«

Nr. 34 meiner Tabelle war beschriftet:

1924. III. 1. — 1264—66 — G 110. 2 — *Algidia cuspidata* Hogg — 1 ♂ — Cotype — Canterbury, N. Z. — Dr. CHILTON — Hogg Coll.*

Hier sind also beide Tiere als ♂♂ bezeichnet, trotzdem Hogg 1920 für Nr. 34 in seiner Arbeit 1 ♀ angibt. Ich kann bei dem mir nur leihweise überlassenen Tieren keine Sektion daraufhin vornehmen, und da nach äußeren Merkmalen keine Entscheidung über das Geschlecht zu treffen ist, so muß es zunächst dahingestellt bleiben, ob ♂ oder ♀ vorliegen. Jedenfalls halte ich die beiden mir zu Gesicht gekommenen Tiere von *A. cuspidata* Hogg (also Nr. 32 und 34 meiner Tabelle) für 2 deutlich voneinander verschiedene Arten derselben Gattung *Algidia*, von denen ich Nr. 32 mit dem Namen *A. cuspidata* Hogg belasse, während die zweite (also Nr. 34) aus Canterbury N. Z. nach ihrem Sammler Herrn Dr. CHILTON *A. chiltoni* nov. spec. genannt werden mag. Beide Arten unterscheiden sich wesentlich in der Bewehrung des FR des Cp, in Form und Bewehrung des To und der Pp, wenn anders für die Unterscheidung der Arten überhaupt Bewehrung des Kpr, der Pp usw. in Rechnung gestellt werden soll. Ich gebe die erweiterten Diagnosen der Gattung und beider Arten, denen ich eine dritte aus N. Z. hinzufügen kann, weiter unten unter Hinweis auf Hoggs unvollständige und teils fehlerhafte Angaben. Hier sei noch folgendes bemerkt: Das mit Papillen besetzte Opg von *Algidia*, das bis jetzt in dieser Form bei den *Triaenonychinae* und *Triaenobuninae* nicht gefunden wurde, weist auf die *Adaeinae* hin, von denen schon LOMAN 1902 ein *Adaeum nigri flavum* aus N. Z. beschrieb. In der Tat könnte man versucht sein, auch *Algidia* mit *Adaeum nigri flavum* Lom. zu vereinigen, wenn nicht die unterschiedliche Form des Stn festzustellen wäre, die bei *Adaeum nigri flavum* eben zu den *Adaeinae* und bei *Algidia* (bei allen 3 Arten), wie übrigens auch bei der weiter unten genannten Gattung *Cenefia* zu den *Triaenobuninae* führt, denn das Stn hat bei *Algidia* (und *Cenefia*) sehr deutlich die dreiästige Form des Stn der *Triaenobuninae* (W, Fig. 732c). *Algidia* kann daher nicht bei den *Triaenonychinae* bleiben, wohin sie von Hogg, der das Stn von *Algidia* auf seiner Tafel 3, Fig. 13c und ganz undeutlich abbildet, gestellt wird, trotzdem er 1920 l. c., p. 36, auf die Unterschiedlichkeit des Stn, die Pocock 1903 zur Dreiteilung der *Insidiatores* (*Triaenonychidae*) veranlaßte, aufmerksam macht und dessen Einteilung anerkennt¹. — Für die 3 von Hogg der Art *Algidia cuspidata* zugerechneten Tiere (Nr. 29—31 meiner Tabelle) teilte mir

¹ Ganz abwegig ist Hoggs Bemerkung (l. c. p. 36): „The form of the eyetubercle is a specialisation of that seen in *Eridanus* (gemeint ist *Epedanus*!!) THOR. and *Pristobunus* Poc.“

Herr HIRST die dort angegebenen Merkmale mit, aus denen ohne Zweifel ersichtlich ist, daß es ganz junge Tiere sind, die für eine Artdiagnose nicht in Frage kommen können. Unter dem mir als »unbestimmt« vom Brit. Mus. London zugegangenen Material fand sich eine Tube mit 3 Tieren, deren Beschriftung lautete:

»1924. III. 1. — 2019—24 (part.) — *Algidia cuspidata* HOGG Mt. Algidius, Rakaiia Gorge, N. Z. — T. HALL (i.) — HOGG Coll. — named by HIRST.«

Ob diese 3 Tiere mit den 3 von derselben Lokalität stammenden »♂« HOGGS (Nr. 29—31 meiner Tabelle) (HOGG 1920, p. 48) identisch sind, ist zweifelhaft, da das Etikett der Tube angibt: »named by HIRST«. Jedenfalls sind es 3 junge Exemplare (Ta-G 2, 2, 3, 3).

HOGG 1920, l. c. p. 36, beschreibt einen neuen *Triaenobunus acuminatus* ♂ als einzig aus N. Z. bekannten Vertreter dieser Gattung. Herr HIRST bestätigte mir 1924 die Zugehörigkeit dieser 4 Tiere zur Subfam. *Triaenibuninae* durch Feststellung der charakteristischen Form des Stn, ferner gab er mir die Zahl der Ta-G mit 2, 2, 3, 3 und den Endabschnitt des 1. Ta und den des 2. Ta mit je 2 G an (vgl. Nr. 35—38 meiner Tabelle). Von diesen 4 Tieren erhielt ich aus dem Brit. Mus. London zur Revision nur 2 Tiere, und zwar die Nr. 35 und 38 meiner Tabelle, beschriftet mit:

»1924. III. 1. — 1285—88 -- K 18 — *Triaenobunus acuminatus* HOGG — Type — Hollyford River, 1000', N. Z. — T. HALL — HOGG Coll.«

Das eine dieser beiden Tiere (Nr. 35) hatte alle 4 B-Paare, dem anderen (also Nr. 38 meiner Tabelle) fehlen sie sämtlich. An Nr. 35 kann ich HIRSTS Angaben bestätigen und muß eben dieser Gliederung des 1.—4. Ta wegen, wie auch wegen der Bewehrung des To und des Sc diese Art in eine neue Gattung stellen, die ihres dreireihig sägezahnigen To wegen »*Pristobunus*« genannt werden mag. Die Diagnose dieser Gattung und Art mit ihrer Zeichnung, wie sie weiter unten zu finden sind, sind nach genannter obiger Type aufgestellt und zeigen einige Abweichungen von HOGGS Beschreibung und Abbildung.

Die bis jetzt bekannten Gattungen der Triaenonychiden verteilen sich nach wie vor auf die 3 Subfamilien, innerhalb deren die 35 Gattungen sich folgendermaßen trennen:

1. Subfam. Triaenonychinae Pocock.

Literatur W. p. 586.

- 1' Cc des 1. Mt viel > Astr (W, Fig. 733 c). 2.
 —" Cc des 1. Mt. = oder viel < Ast (W, Fig. 738, d und 755, d) 3.
 2' 1. Ta 3gl (Chile). 2. Gen. *Diasia* SOER. (W, p. 590)
 —" 1. Ta 4gl (Chile). 1. Gen. *Triaenonyx* SOER, p. 150.

- 3' 1. Ta 2gl, 2.—4. Ta jeweils 3gl (S.Afr.) 23. Gen. *Ceratomontia* RWR., p. 158
 —'' 1. Ta 3- oder mehr-gl, 3. und 4. Ta jeweils 4- (selten mehr-) gl . . . 4.
- 4' 1. Ta 3gl 5.
 —'' 1. Ta 4- oder mehr-gl 19.
- 5' 2. Ta 5gl 6.
 —'' 2. Ta 6- oder mehr-gl 10.
- 6' To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend 7.
 —'' To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt 9.
- 7' To unbewehrt, gleichmäßig gerundet (N.Z.) 24. Gen. *Psalenoba* n. g., p. 159
 —'' To mit einem mn Do oder mit einem fr-mn Häkchen bewehrt . . . 8.
- 8' 1. Fe stark bewehrt; To mit einem starken mn Do (W.Austr.) . .
 25. Gen. *Perthacantha* n. g., p. 160
 —'' 1. Fe unbewehrt oder nur stumpf bekörnelt; To fr-d mit einem kleinen,
 mn Häkchen (Abb. 10 und 11). . . 26. Gen. *Callihamus* n. g., p. 161
- 9' Pp: Fe und Ti kaum bewehrt (W, Fig. 743—745) (Tas.)
 5. Gen. *Lomanella* Poc. (W, p. 595)
 —'' Pp: Fe und Ti stark bedornt (W, Fig. 746) (N.Am.)
 6. Gen. *Sclerobunus* Bks., p. 153
- 10' Endabschnitt des 2. Ta 3gl 11.
 —'' Endabschnitt des 2. Ta 4gl (Austr.) . 27. Gen. *Nunciella* n. g., p. 162
- 11' Die beiden Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel stärker
 und > deren Mittelast (W, Fig. 750—751) (N.Z.)
 9. Gen. *Soerensenella* Poc., p. 155
 —'' Jene beiden Seitenäste viel schwächer und < der Mittelast (W, Fig. 748c) 12.
- 12' To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend 13.
 —'' To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt 15.
- 13' To unbewehrt, gleichmäßig schwach konisch oder gerundet, oft leicht
 nach vorn geneigt (Abb. 1 und 2) . . . 3. Gen. *Nuncia* LOM., p. 151
 —'' To mit einem mn Do oder mit einem fr-mn Häkchen bewehrt . . . 14.
- 14' To mit einem starken mn Do; 3. A des Sc mit einem Do-Paar (W,
 Fig. 742) (Austr.) 4. Gen. *Heteronuncia* RWR. (W, p. 594)
 —'' To mit einem fr-mn Häkchen bewehrt (Abb. 17 und 18) (Vic.) . .
 28. Gen. *Calliuncus* n. g., p. 166
- 15' To mit einem mn Do bewehrt 16.
 —'' To mn mit 2 oder mit 3 Do bewehrt 18.
- 16' Alle A des Sc unbewehrt (W, Fig. 747) (Tas.)
 7. Gen. *Parattahia* RWR. (W, p. 597)
 —'' Wenigstens 3. A des Sc mit 1 Do-Paar bewehrt 17.
- 17' FR des Cp durch eine deutliche Qf abgesetzt; 1. und 2. A des Sc mit je
 1 Tuberkelpaar (W, Fig. 748) (Austr.) 8. Gen. *Jenolanicus* RWR., p. 154
 —'' 1 solche Qf fehlt vollständig; 1. und 2. A des Sc unbewehrt (Abb. 19)
 (N.Z.) 29. Gen. *Prasma* n. g., p. 168
- 18' To mit 2 mn Do bewehrt (W, Fig. 754) (N.Caledon.)
 11. Gen. *Diaenobunus* RWR. (W, p. 601)
 —'' To mit 3 mn Do bewehrt (W, Fig. 752 und 753) (N.Caledon.) . . .
 10. Gen. *Triconobunus* RWR. (W, p. 600)

- 19' 1. Ta 4gl 20.
 —'' 1. Ta 5- oder mehr-gl 29.
- 20' Seitenäste der 3. und 4. Ta-Kl viel stärker und > deren Mittelast
 (Abb. 20) (N.Z.) 30. Gen. *Akaroa* n. g., p. 169
 —'' Seitenäste der 3. u. 4. Ta-Kl viel schwächer und < deren Mittelast 21.
- 21' To unmittelbar aus der Mitte des Cp-FR aufsteigend 22.
 —'' To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt 26.
- 22' To unbewehrt, konisch oder abgerundet (N.Z.; Vic.)
 12. Gen. *Metanuncia* RWR., (W, p. 602)
 —'' To in einen spitzen, mn Do auslaufend 23.
- 23' Alle A des Sc fast unbewehrt (W, Fig. 755 und 756) (Austr.; Tas.) . . .
 13. Gen. *Monacanthobunus* RWR. (W, p. 603)
 —'' Wenigstens die 3. A des Sc mit 1 großen Do-Paar (Madg.) 24.
- 24' To mit 1 hohen, unverzweigten, mn Do 25.
 —'' To mit 1 hohen, mn Do, der j je 1 Gabelast trägt (W, Fig. 775 und 776)
 (Madg.) 21. Gen. *Triaenomontia* RWR., p. 158.
- 25' 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt (W, Fig. 777) (Madg.)
 22. Gen. *Spinimontia* RWR. (W, p. 618)
 —'' 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 kräftigen Do-Qr (Abb. 21) (Madg.) . . .
 31. Gen. *Antongila* n. g., p. 169
- 26' To unbewehrt, konisch oder gerundet (W, Fig. 757d) 27.
 —'' To in 1 spitzen, mn Do auslaufend 28.
- 27' Sc unbewehrt; oberer FR des Cp nicht durch 1 Qf abgesetzt (W, Fig. 757)
 (Austr.; Aukl. Ins.) 14. Gen. *Neonuncia* RWR. (W, p. 604)
 —'' 1.—3. A des Sc mit je 1 Do- oder Höcker-Paar besetzt; oberer FR
 des Cp durch 1 deutliche Qf abgesetzt (W, Fig. 758) (Tas.)
 15. Gen. *Paranuncia* RWR., p. 155)
- 28' 1. A des Sc mit 1 Dörnchen-Paar, 3.A mit 1 Do-Paar, 1.—3. f Tg des
 Abd mit je 1 starken Do-Qr (Abb. 22) (Austr.)
 32. Gen. *Rydrusa* n. g., p. 171
 —'' Nur die 3. A des Sc mit 1 Do-Paar, übrige A und 1.—3. f Tg des Abd
 unbewehrt (Abb. 23) (N.Z.) . . 33. Gen. *Triaenobletus* n. g., p. 172
- 29' 1. Ta 5gl 30.
 —'' 1. Ta 6- oder mehr-gl 33.
- 30' To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend; 1. Fe be-
 wehrt (Madg.) 31.
 —'' To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt; 1. Fe un-
 bewehrt (Austr.) 32.
- 31' To in 1 hohen, unverzweigten, mn Do auslaufend (W, Fig. 764—767)
 (Madg.) 18. Gen. *Acumontia* LOM. (W, p. 609)
 —'' To in 1 hohen, mn Do auslaufend, der j je 1 Gabelast trägt (W, Figur
 768 bis 774) (Madg.) . . 20. Gen. *Triacumontia* RWR., p. 156
- 32' Oberer FR des Cp unbewehrt (N.Z.) 34. Gen. *Hendea* n. g., p. 173
 —'' Oberer FR des Cp mit Zähnchen bewehrt (W, Fig. 749 und 760) (Austr.)
 16. Gen. *Equitius* SIM., p. 156

33' To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend; 1.—3. f Tg des Abd bedornt (W, Fig. 763) (**Madg.**)

18. Gen. *Tanalaius* RWR., p. 156

—'' To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt (Abb. 24 und W, Fig. 761 und 762); 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt

34.

34' Sc gänzlich unbewehrt (Abb. 24) (**N.Z.**) 35. Gen. *Hedwiga* n. g., p. 174

—'' 3. A des Sc mit 1 Do-Paar bewehrt (W, Fig. 761 und 762) (**Austr.**)

17. Gen. *Monoxyomma* Poc., p. 156

1. Gen. *Triaenonyx* Soer. 1886.

Literatur außer W, p. 587:

1920, T., Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 38.

Die beiden Arten *T. cockayni* und *T. variegata*, welche HOGG aus N.Z. beschreibt, sind nicht haltbar; erstere ist synonym mit *Nuncia sperata* LOMAN (vgl. p. 142), die zweite wurde auf lauter jungen Tieren begründet und ist eine spec. pull. der Gattung *Nuncia* (vgl. p. 151). — Die von HOGG 1920 ausgeführte Tabelle zur Bestimmung der *Triaenonyx*-Arten ist aus den schon 1914 dargelegten Gründen nicht brauchbar.

1. Spec. *Triaenonyx rapax* SOER. 1886.

Literatur: W, p. 588.

Die von mir ausgesprochene Vermutung (1914, Arch. f. Naturg. LXXX, fasc. 12, p. 62), daß diese bisher nur in einem Exemplar bekannte Art irrtümlicherweise Polynesien (»Viti«) zugeschrieben wird und höchstwahrscheinlich nach Chile zu beheimaten ist, bestätigt sich dadurch, daß Herr Prof. SILVESTRI-Portici diese Art dort in mehreren Exemplaren gefunden hat.

Chile; Villa Rica-Coipuc — 2 ♂, 1 ♀, 3 pull. (Coll. SILVESTRI-Portici) (davon 1 ♂, 1 ♀ in Coll. ROEWER Nr. 1058/10).

Chile: Santiago — 1 ♂ (pull.) — (Coll. SILVESTRI-Portici).

3. Spec. *Triaenonyx valdiviensis* SOER. 1902.

Literatur: W, p. 589.

Erneut gefunden:

Chile: Santiago — 1 ♂ — (Coll. ROEWER Nr. 1600/43).

5. Spec. *Triaenonyx dispersus* RWR. 1914.

Literatur: W, p. 589.

Bisher aus Chile (Puerto Montt) bekannt, ist diese Art erneut gefunden:

Chile: S. Vincente — 1 ♂ — (Coll. SILVESTRI-Portici).

Chile: Puerto Montt — 2 ♂ — WESTERMEYER leg. — (Coll. RWR. Nr. 2112/45).

Chile: Canguenes — 1 ♂ — (Zool. Mus. Berlin, det. sub Nr. 7476).

3. Gen. *Nuncia* Lom. 1902.

Literatur außer W, p. 591:

1920, N., Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 41.

Wie ich schon 1914 darlegte, wird die Art *Nuncia aspera* Poc. aus W. Austr. jetzt den Typus einer neuen Gattung bilden, die wir *Nunciella* nennen. Die nach weiteren Stücken vervollständigte Diagnose dieser Art siehe p. 163. Die Gattung *Nuncia* enthält mit 2 hier neu hinzu kommenden jetzt 7 Arten, die sich trennen:

- | | |
|---|--|
| 1' Sc glatt, äußerst fein chagriniert | 2. |
| —'' Sc rauh lederartig, mit groben Körnchen | 4. |
| 2' Sc mit äußerst feinen Körnchen-Qr (N.Z.) | |
| 4. <i>N. sublaevis</i> (Poc.) p. 152 | |
| —'' Sc ohne Spuren von Körnchen-Qr | 3. |
| 3' Sc durch sehr feine, dichte Pünktchen matt chagriniert; L des Kpr 5 mm (Abb. 1) (N.Z.) | 3. <i>N. smithi</i> Hogg, p. 152 |
| —'' Sc matt-glatt, sehr gleichmäßig durch S-förmige Rieselungen chagriniert; L des Kpr 3,5 mm (Abb. 2) (N.Z.) | 7. <i>N. opaca</i> n. sp., p. 152 |
| 4' 1.—4. Cc knopfförmig (W, Fig. 738) (N.Z.) | 1. <i>N. sperata</i> Lom., p. 151 |
| —'' 1.—4. Cc länglich, schlank-pyramidenförmig | 5. |
| 5' Pp-Ti v-j mit je 3 Dörnchen; FR des Cp oben glatt | 6. |
| —'' Pp-Ti v-l mit 4 und v-m mit 3 Dörnchen; FR des Cp oben-j mit je 1 Qr aus 4 Körnchen (W, Fig. 741) (N.S. Wa) | |
| 6. <i>N. seriata</i> Rwr. (W, p. 593) | |
| 6' Pp-Ta v-l mit 3 und v-m mit 2 Dörnchen; 3. und 4. Cx fast glatt (W, Fig. 739) (N.Z.) | 2. <i>N. nigriflava</i> (Lom.) (W, p. 592) |
| —'' Pp-Ta v-j mit je 3 Dörnchen; Fläche der 1.—4. Cx grob bekörnelt (W, Fig. 740) (N.Z.) | 5. <i>N. ovata</i> Rwr. (W, p. 593) |

1. Spec. *Nuncia sperata* Lom. 1902.

Literatur außer W, p. 591:

1920, *Triaenonyx cockayni*, Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 39, Tafel 2, Fig. 7a—d.

Diese Art, bisher nur in den Typen des Berliner zool. Museums bekannt, wurde von Hogg 1920 als *Triaenonyx cockayni* ebenfalls aus N.Z. beschrieben. Wie ich oben schon ausführte (p. 142), erwies die Revision des Hogg'schen Typus ohne Zweifel die Artgleichheit mit *N. sperata*. Auch weitere Stücke aus N.Z. lagen mir vor, es kommen somit an Fundorten für diese Art hinzu:

N.Z.: Kapiti Island (S.W. der Nordinsel) — 1 ♂, 4 ♀ — Brit. Mus. London — Typus *Triaenonyx cockayni* Hogg — sub Nr. G 50).

N.Z.: Christchurch — 9 (♂, ♀) — A. DENDER lg. 25. I. 01 — (Brit. Mus. London).

N.Z.: Otago — 1 ♀ — HUTTON lg. — (Brit. Mus. London).

N.Z.: Umgebung von Akaroa — 3 (♂, ♀) — (Coll. Rwr. Nr. 1250/15).

3. Spec. *Nuncia smithi* Hogg 1920 (Abb. 1).1920, *N. s.*, Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 42, Tafel 2, Fig. 9a—c.

(Diagnose nach Hogg's Typus.)

L des Kpr 5, des 1.—4. B 7, 10, 3, 7, 10 mm.

Den aus Abb. 1 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc sowie

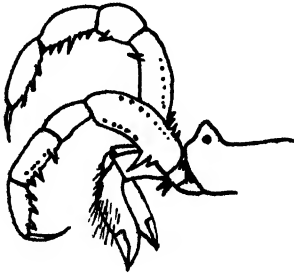


Abb. 1. *Nuncia smithi* Hogg ♂. Cp mit Pp und Ch in linker Seitenansicht (nach Typus).

der f Tg und St des Abd matt und durch äußerst dichte Pünktchen fein chagriniert; Fläche der 1. und 2. Cx bekörnelt, die der 3. und 4. Cx matt-glatt, 1. Cx fr-a und 2. Cx p-a mit je 2 Dörnchen. — Pp: Cx d mit 1 Dörnchen, Fe d mit 2 Körnchen-Lr (nicht Dörnchen-Lr, wie Hogg zeichnet). — Be: 1.—4. Fe leicht S-förmig gekrümmt und v mit je 1 Lr stumpfer Höckerchen; Ta-G 3, 8—9, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl.

Färbung des Kpr dunkel rotbraun, d schwarz genetzt und gestrichelt, matt und nicht glänzend; Ch und Pp glänzend rotbraun, schwarz genetzt; Be rostbraun.

N.Z.: Hawkes Bay, Nordinsel — 1 ♂, 1 ♀ — (Hogg's Typus vidi sub Nr. K 24 des Brit. Mus. London).

N.Z.: Picton, Norden der Südinsel — 2 ♀ — (Hogg's Stücke im Brit. Mus. London, non vidi).

4. Spec. *Nuncia sublaevis* (Poc. 1903).

Literatur: W, p. 592.

Neu gefunden:

N.Z.: Chatham Island — 1 ♂ — (Mus. Paris).

N.Z.: Enderby Island — 1 ♂ — (Mus. Paris).

7. Spec. *Nuncia opaca* nov. spec. (Abb. 2).

L des Kpr 3,5, des 1.—4. B 4,5, 9, 5, 8 mm.

Den aus Abb. 2 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc sowie der f Tg und St des Abd matt-glatt, durch winzige S-förmige Rieselungen sehr fein und gleichmäßig chagriniert; Fläche der 1.—4. Cx regellos grob bekörnelt. — 2. G der Ch unbewehrt. — Be: 1.—4. Fe bekörnelt; Ta-G 3, 8—9, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2-, des 2. Ta 3gl.

Färbung des Kpr und der Be rostbraun, Cp j reich schwarz genetzt, Sc mit feinen schwarzen Netzstricheln weitmaschig überlaufen; Ch und besonders Pp glänzend rostgelb, schwarz genetzt.

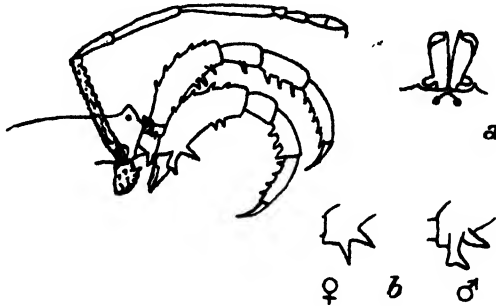


Abb. 2. *Nuncia opaca* nov. spec. ♂. Cp mit Pp und 1. rechtem B in rechter Seitenansicht; a) Ch in Dorsalansicht; b) Basis des Pp-Fe in Seitenansicht.

N.Z.: Pitt Island, Chatham Isl. — 3 (♂, ♀) — (Typus Brit. Mus. London).

N.Z.: Akaroa — 1 ♂, 1 ♀ — (Cotypus Coll. Rwr. Nr. 1251/16).

6. Gen. *Sclerobunus* Banks 1893.

Literatur außer W, p. 596:

1924, *Cyptobunus* Bks. = *Sclerobunus*, CROSBY und BISHOP in: Ent. News, Philad. XXXV, p. 104.

Diese von BANKS 1893 aufgestellte, nur in N.Amerika beheimatete Gattung umfaßt bisher eine einzige Art (*Sc. robustus*, W, p. 597), denn die zweite (*Sc. brunneus* BANKS, W, p. 597) hat sich unzweifelhaft als auf nicht erwachsene Tiere begründet erwiesen und ist von gleichen Fundorten mit erstgenannter synonym zu erachten. Zweifelhaft bleibt dagegen nach wie vor die Gattung *Cyptobunus* BANKS 1916, welche CROSBY und BISHOP (l. c. p. 104) in die Gattung *Sclerobunus* verweisen, nachdem sie von demselben Fundort wie BANKS 1916 weitere Tiere erhalten haben. Leider begnügen sich beide Autoren mit der Bemerkung, daß ihre Tiere erwachsen und ihrer Merkmale wegen mit *Sclerobunus* synonym seien, ohne durch eine genaue Diagnose diese ihre Ansicht zu erhärten. Bleiben die Angaben BANKS' 1916 für sein eines Exemplar *Cyptobunus cavicolus* sowie BANKS' Zeichnungen aber bestehen, so muß ich bei der Ansicht bleiben, daß es sich um junge Tiere handelt (Sc, Bewehrung des Pp und vor allem die bezähnelte — 3. oder 4.? — Ta-Kl!). Von 3. oder 4. Ta sagt BANKS: »in very strong light the tarsi of the third and fourth legs bear on each side a small but distinct tooth«, aber dieses allein ist nicht entscheidend, sondern es muß sich durch Angabe

der Zahl der Tarsenglieder der 4 Be und der Ausbildung des Endabschnittes am 1. und 2. Ta erweisen, ob die Tiere jung oder erwachsen sind. Bis dahin bleibt *Cyptobunus cavicolus* Bks. eine spec. pull. oder spec. spur.

Mir liegt aus dem Brit. Mus. London in 13 Stücken eine weitere *Sclerobunus*-Art vor, die sich von *S. robustus* (PACK.) unterscheidet:

1' L des Kpr 3,5 mm; 1.—5. A des Sc mit je 1 Körnchen-Qr; Pp-Fe d mit 1 Lr aus 6—7 Zähnnchen (W, Fig. 746) (N.Am.: Colorado, Utah, N.Mexico)

1. *S. robustus* (PACK.) (W, p. 597)

—'' L des Kpr 2 mm; 1.—5. A des Sc mit je 2 Körnchen-Qr; Pp-Fe d nur mit 2—3 Zähnnchen (Abb. 3) (N.Am.: Queen Charlotte Isl.)

2. *S. parvus* n. sp., p. 154

2. Spec. *Sclerobunus parvus* nov. spec. (Abb. 3).

L des Kpr 2, des 1.—4. B 2,5, 4,5, 3, 3,5 mm.

Den aus Abb. 3 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To oben gleichmäßig gerundet,

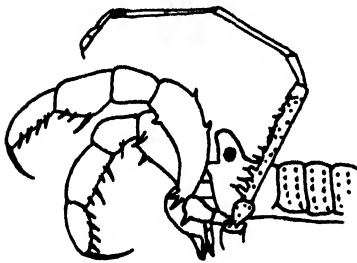


Abb. 3. *Sclerobunus parvus* nov. spec. ♂.
Cp mit Ch, Pp und linkem 1. B in linker
Seitenansicht.

um seinen Lm von der Mitte des unbewehrten FR des Cp entfernt und nach vorn geneigt. — 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 2 Qr feiner Körnchen, f St des Abd nur mit je 1 solchen Qr und Fläche der 1.—4. Cx regellos bekörnelt. — Ch völlig unbewehrt. — Be: Ta-G 3, 5, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3 gl; 3. und 4. Ta mit deutlichen Dreizack-Kl.

Färbung des Kpr d und v hell rostgelb, die Gliedmaßen blaßgelb.

N.Amer.: Queen Charlotte Isl. (Brit. Columb.) — 13 (♂, ♀) — Typus Brit. Mus. London).

8. Gen. *Jenolanicus* Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 598.

2. Spec. *Jenolanicus tambourineus* RWR. 1920.

Literatur: W, p. 598.

Diese bisher nur in 1 ♀ bekannte Art liegt mir jetzt auch vor aus:

Austr.: Winton — 2 (♂, ♀) — Coll. RWR. Nr. 306/5).

Ql: Cooktown — 2 ♀, 1 pull. — (Mus. Paris, Coll. SIMON Nr. 18205).

9. Gen. Soerensenella Poc. 1903.

Literatur außer W, p. 599:

1920, *Monoxyomma* (part.) HOGG in: Proc. Zool. Soc. London, p. 45.

Wie ich oben (p. 145) nachweisen konnte, ist die HOGGSche Art *Monoxyomma trailli* (N. Z.) artgleich mit *Soerensenella bicornis* Poc.

2. Spec. *Soerensenella bicornis* Poc. 1903.

Literatur außer W, p. 600:

1920, *Monoxyomma trailli* HOGG in: Proc. Zool. Soc. London, p. 45, Tafel 3, Fig. 12a—f.

N.Z.: Stewart Isl. — 1 ♂, 1 ♀ — (HOGGS Typus: *Monoxyomma trailli* vidi ex Brit. Mus. London sub Nr. K 23 — vgl. p. 145).

N.Z.: Akaroa — 1 ♂ — (Coll. RWR. Nr. 1253/18).

15. Gen. Paranuncia Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 605.

Bisher nur in einer Art aus Tas. bekannt, kommt jetzt eine neue Art vom festländischen Austr. hinzu. Auch diese ist von auffällig großen Kpr-Maßen. Beide Arten trennen sich:

1' 1. und 2. A des Sc mit je 1 Dörnchenpaar, 3. A mit 1 größeren Dornenpaar; Pp-Fe v-b nur mit 1 Dörnchen (W, Fig. 758) (Tas.)

1. *P. gigantea* RWR. (W, p. 606)

—' 1. und 2. A des Sc mit je 1 Höckerchenpaar, 3. A mit 1 Paar dicker, stumpfer Höcker; Pp-Fe v-b mit 3 Dörnchen (Abb. 4) (Vic.) . . .

2. *P. ingens* n. sp., p. 155

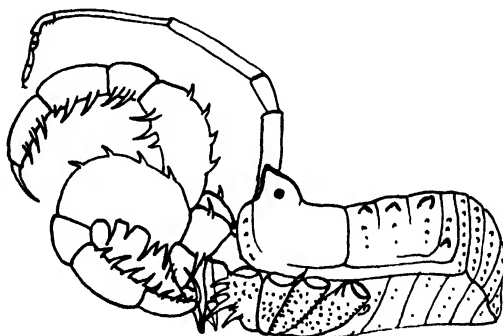


Abb. 4. *Paranuncia ingens* nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr mit beiden Pp und Ch sowie rechtem 1. B (1. B links und j 2.—4. B sind nicht gezeichnet).

2. Spec. *Paranuncia ingens* nov. spec. (Abb. 4).

L des Kpr 8 (♂)—9 (♀), des 1.—4. Fe 3,5, 5, 4, 4,5, des 1.—4. B 13, 21, 13, 18 mm.

Den aus Abb. 4 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: 4. A des Sc mit 1 Paar weit von-

einander entfernter kleiner Höcker. — Ch: 1. G d-a und 2. G m-b mit je 1 Zähnchen. — Be: 1.—4. Fe grob bekörnelt; Ta-G 4, 7—9, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2-, des 2. Ta 3gl; Cc des 1. B beim ♀ normal, gerade gestreckt, beim ♂ hakig gekrümmt.

Färbung des Kpr und aller Gliedmaßen einfarbig schwarzbraun.

Vlc.: Cockatoo — 1 ♂, 2 ♀ — (Typus Brit. Mus. London).

Vlc. Dandenong Ranges (Bei Melbourne) — 2 ♂, 4 ♀ — S. BUTLER lg. — (Cotypus Coll. RWR. Nr. 1255/20).

16. Gen. *Equitius* Sim. 1880.

Literatur: W, p. 606.

1. Spec. *Equitius doriae* SIM. 1880.

Literatur: W, p. 607.

Diese Art wurde erneut gefunden:

N.S.Wa.: — 1 ♂, 2 ♀ — (Coll. RWR. Nr. 302/1).

N.S.Wa.: — 3 (♂, ♀) — (Mus. Paris, Coll. SIMON Nr. 18082).

17. Gen. *Monoxyomma* Poc. 1903.

Literatur außer W, p. 608.

Wie schon vorher (p. 144) dargelegt wurde, sind die 3 von HOGG 1920 in diese Gattung gestellten Arten nicht darin zu belassen, so daß diese Gattung außer den bisher bekannten 2 Arten (W, p. 608 und 609) keine weiteren enthält. Es sind:

Monoxyomma hendei HOGG 1920 eine neue Gattung »*Hendea*« (siehe p. 173).

Monoxyomma tuberculatum HOGG 1920 eine neue Gattung »*Prasma*« (siehe p. 168).

Monoxyomma trailli HOGG 1920 synonym. *Soerensenella bicornis* Poc. (siehe p. 155).

18. Gen. *Tanalaius* Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 609.

1. Spec. *Tanalaius alluaudi* RWR. 1914.

Literatur: W, p. 609.

Von dieser Art liegt jetzt ein weiteres Stück vor:

Madg.: Tanala Wald — 1 ♂ — (Coll. RWR. Nr. 308/7).

20. Gen. *Triacumontia* Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 612.

Zu den 8 aus Madg. bekannten Arten kommt eine neue ebendaher hinzu, so daß die nunmehr 9 Arten sich trennen:

- | | |
|--|----|
| 1' FR des Cp oben-j nur mit je 1 Zähnchen | 2. |
| —'' FR des Cp oben-j mit je 2 oder mehr Zähnchen | 4. |

- 2' Pp: Tr d mit 1 Dörnchenpaar, Pt v-l unbewehrt (W, Fig. 773) . . .
 7. *T. soerenseni* RWR. (W, p. 616)
- '' Pp: Tr d mit nur 1 Dörnchen, Pt v-l mit 1 Dörnchen 3,
- 3' Pp: Fe d mit 1 Lr aus 4 gleichgroßen Dörnchen; 1.—3. f Tg des Abd
 nur mit je 1 schwachen Körnchen-Qr
 3. *T. cowani* (Poc.) (W, p. 613)
- '' Pp: Fe d mit 1 Lr aus 4 Dörnchen, deren 2. und 3. bei weitem am
 größten sind; 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr sehr grober Körnchen
 (W, Fig. 769) 2. *T. echinata* (Poc.) (W, p. 613)
- 4' FR des Cp oben-j mit je 2 Zähnchen (W, Fig. 774)
 8. *T. lomani* RWR. (W, p. 616)
- '' FR des Cp oben-j mit je 3 oder mehr Zähnchen 5.
- 5' FR des Cp oben-j mit je 3 Zähnchen 6.
- '' FR des Cp oben-j mit je 4 oder 5 Zähnchen 8.
- 6' 1. f Tg des Abd mit 1 mittleren Dornenpaar (W, Fig. 768)
 1. *T. rostrata* (Poc.) (W, p. 613)
- '' 1. f Tg des Abd ohne mittleres Dornenpaar 7.
- 7' 2. und 3. f Tg des Abd j mit je 1 Seiteneck-Dörnchen (W, Fig. 772)
 6. *T. pococki* RWR. (W, p. 615)
- '' 2. f Tg des Abd mit und 3. f Tg ohne Seiteneck-Dörnchen (W, Fig. 770)
 4. *T. alluaudi* RWR., p. 157
- 8' FR des Cp oben-j mit je 4 Zähnchen; 1. G der Ch nur d-a mit 1 Dörnchen
 (W, Fig. 771) 5. *T. spinifrons* RWR. (W, p. 614)
- '' FR des Cp oben-j mit je 5 Zähnchen; 1. G der Ch d-a und l-b mit je
 1 Dörnchen (Abb. 5) 9. *T. venator* n. sp., p. 157

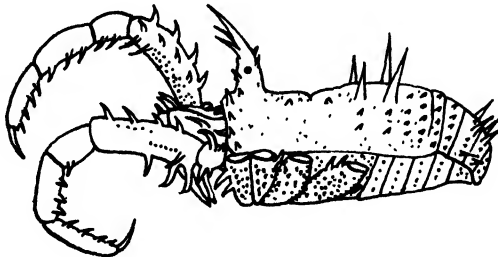


Abb. 5. *Triacumontia venator* nov. spec. ♀. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp.

4. Spec. *Triacumontia alluaudi* RWR. 1914.

Literatur: W, p. 614.

Diese Art erhielt ich erneut aus:

Madg.: Tanala Wald — 1 ♂ — (Coll. RWR. Nr. 304/3).

Madg.: Sahana Urwald — 1 ♂ — (Zool. Mus. Berlin, det. sub Nr. 7477).

9. Spec. *Triacumontia venator* nov. spec. (Abb. 5).

L des Kpr 6, des 1.—4. B 11, 18, 13, 16 mm.

Den aus Abb. 5 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp unten mit 3 (davon

1 mn) Zähnnchen. — Ch: 2. G fr-m mit 2 und d-b mit 1 Dörnchen. — Be: 1.—4. Tr j bezähnt; 1.—4. Fe gerade, bekörnelt und 1. Fe v-b mit 3—4 Dörnchen bewehrt; Ta-G 5, 11—13, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2-, des 2. Ta 3gl.

Färbung des Kpr und sämtlicher Gliedmaßen einfarbig dunkelbraun.

Madg.: Moramanga — 1 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1256/21).

21. Gen. *Triaenomontia* Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 617.

2. Spec. *Triaenomontia hispida* RWR. 1914.

Literatur: W, p. 617.

Diese Art erhielt ich erneut aus:

Madg.: Moramanga — 5 (♂, ♀) — (Coll. RWR. Nr. 305/4).

23. Gen. *Ceratontia* Rwr. 1914.

Literatur: W, p. 619.

Bisher in 1 Art (*C. capensis* RWR.) aus dem Kaplande bekannt, liegen nunmehr 2 weitere Arten aus S.Afr. vor, so daß sich alle 3 Arten trennen:

- 1' 1. G des Ch unbewehrt; FR des Cp j des To mit je 2 Zähnnchen (W, Fig. 778) (S.Afr.) 1. *C. capensis* RWR. (W, p. 619)
 —" 1. G der Ch bewehrt; FR des Cp j des To mit je 1 oder 3 Zähnnchen 2.
 2' 1. G der Ch d mit 1 mittleren Dörnchen; FR des Cp j des To mit je 3 Zähnnchen (Abb. 6) (S.Afr.) 2. *C. cheliplus* n. sp., p. 158
 —" 1. G der Ch d-l mit 1 mittleren und m-a mit 2 Dörnchen; FR des Cp j des To mit nur je 1 Zähnnchen (Abb. 7) (S.W.Afr.)
 3. *C. weneri* n. sp., p. 159

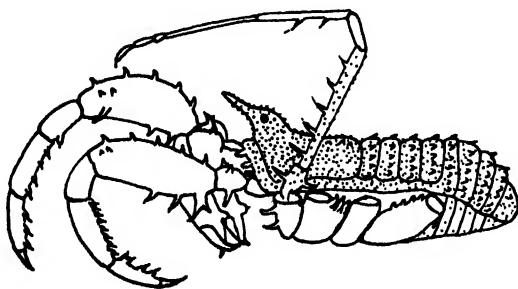


Abb. 6. *Ceratontia cheliplus* nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp sowie 1. rechtem B.

2. Spec. *Ceratontia cheliplus* nov. spec. (Abb. 6).

L des Kpr 3, des 1.—4. B 4,5, 7,2, 5, 6,8 mm.

Zu den aus Abb. 6 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche der 1.—4. Cx matt-glatt,

nicht bekörnelt. — Ch: 1. G mit deutlichem d Buckel, der auf seiner Mitte 1 Dörnchen trägt, sonst unbewehrt, 2. G fr mit einigen Körnchen bestreut und hinten an der festen Schere mit einem dickeren Höckerchen besetzt. — 2.—4. Be unbewehrt, bis zur Ti leicht bekörnelt, Ta-G 2, 3, 3, 3; Endabschnitt des 1. Ta 1- und des 2. Ta 2gl.

Färbung des Kpr und der Gliedmaßen rostgelb, Cp, Sc und f Tg des Abd leicht schwarz genetzt.

S.Afr.: Grahamstown — 12 (♂, ♀) — Rev. R. GODFREY lg. — (Typus in in Coll. HEWITT im Brit. Mus. London).

3. Spec. *Ceratomontia weneri* nov. spec. (Abb. 7).

L des Kpr 3,5, des 1.—4. B 5,5, 8, 5, 7,5 mm.

Zu den aus Abb. 7 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche der 1.—4. Cx spärlich

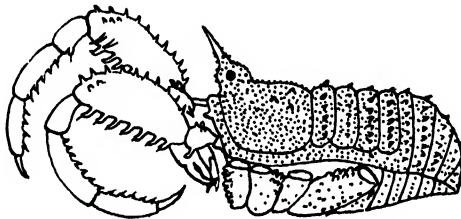


Abb. 7. *Ceratomontia weneri* nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp.

und regellos bekörnelt. — Ch: 1. G mit deutlichem d Buckel, der 1-b 1 und m-a 2 Dörnchen trägt, 2. G fr glatt und auch sonst unbewehrt. — Be (auch 1. B) unbewehrt, bis zur Ti leicht bekörnelt; Ta-G 2, 3, 3, 3; Endabschnitt des 1. Ta 1- und des 2. Ta 2gl.

Färbung des Kpr und der Gliedmaßen einfarbig rostgelb, nirgends schwarz genetzt.

S.W.Afr.: Windhuk — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1296/38).

24. Gen. *Psalenoba* nov. gen.

To in Form eines niedrigen, unbewehrten Stumpfkegels unmittelbar aus dem unbewehrten und nicht durch ein Qf abgesetzten FR des Cp aufsteigend. — Sc und 1.—3. f Tg des Abd völlig unbewehrt. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 3, 5, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

1. Spec. *Psalenoba nunciaeformis* nov. spec. (Abb. 8).

L des Kpr 3, des 1.—4. B 3, 6, 3,5, 5 mm.

Zu den in Abb. 8 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders zu bemerken: Fläche des Cp und des Sc sowie des 1.—3. f Tg und der St des Abd matt-glatt, chagriniert, ohne Körnchen oder Tuberkeln. — Ch klein und völlig unbewehrt. — Be: 1.—4. Fe leicht verstreut bekörnelt; Ta-G 3, 5, 4, 4.

Färbung des Kpr schmutzig rostgelb, Cp und Sc dunkelbraun marmoriert; Be und Ch rostgelb, \pm schwarz genetzt, Pp einfarbig rostgelb.

N.Z.: (genauer Fundort?) — 1 ♂, 1 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1282/24).

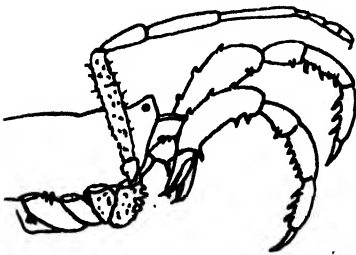


Abb. 8. *Psalenoba nunciaeformis* nov. gen. nov. spec. ♂. Rechte Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie mit 1. rechtem B.

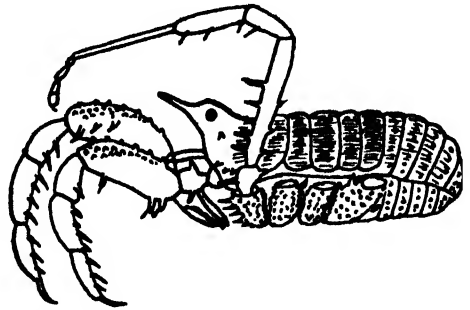


Abb. 9. *Perthacantha jugata* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

25. Gen. *Perthacantha* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend und mit 1 mn Dorn bewehrt; FR des Cp ohne größere Dornen und nicht durch eine Qf abgesetzt. — 1.—5. A des Sc deutlich durch Qf getrennt, unbewehrt wie auch das 1.—3. f Tg des Abd. — 1. B am Fe stark bewehrt; Ta-G 3, 5, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

W.Austr. — 1 Art.

1. Spec. *Perthacantha jugata* nov. spec. (Abb. 9).

L des Kpr 2,5, des 1.—4. B 3, 5, 3,2, 4,7 mm.

Zu den aus Abb. 9 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp j des To mit je 1 und an den vorderen Seitenecken mit je 3 Tuberkeln besetzt, die hintere Fläche des Cp sowie 1.—5. A des Sc deutlich längs gerieft; 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg mit je einer Höckerchen-Qr. — Ch klein, ganz glatt

und unbewehrt. — Be: 2.—4. Tr leicht bekörnelt; 2.—4. Fe bis Mt unbewehrt; Ta-G 3, 5, 4, 4.

Färbung des Kpr einfarbig rostbraun; Ch, Pp und Be rostgelb, \pm schwarz genetzt.

W.Austr.: Perth — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1283/25).

26. Gen. *Callihamus* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend und oben mit 1 kleinen Haken bewehrt, der kaum höher ist als der To selber; FR des Cp ohne größere Dornen und nicht durch eine Qf abgesetzt. — 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt. — Be unbewehrt oder nur stumpf bekörnelt; 1. und 2. Cc viel $<$ Astr; Ta-G 3, 5, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl. Die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und $<$ deren Mittelast.

Tas. und Vic. — 2 Arten.

1' Pp bewehrt; Cp und Sc bekörnelt, 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr grober Körnchen (Abb. 10) (Vic.)

1. *C. badius* n. sp., p. 161

—'' Pp fast unbewehrt; Cp und Sc matt-glatt; 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr äußerst feiner Börstchen (Abb. 11) (Tas.)

2. *C. inermis* n. sp., p. 162

1. Spec. *Callihamus badius* nov. spec. (Abb. 10).

L des Kpr 3, des 1.—4. B 4,5, 6,5, 4,5, 6 mm.

Zu den aus Abb. 10 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: das fr Häkchen des To etwas nach hinten gekrümmt, To sonst glatt; FR des Cp mit 1 mn und j davon mit je 1 weiteren (also im ganzen mit 3) Dörnchen bewehrt. Fläche des Cp, des Sc und des 1.—3. f Tg des Abd fein und gleichmäßig bekörnelt, außerdem die 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg mit je einer Qr größerer Körnchen; die f St des Abd matt-glatt; 2. Cc a-hinten und 4. Cx a-vorn mit je 2 Dörnchen bewehrt. — Ch klein, 1. G d-m mit 1 a Dörnchen. — Be: 2.—4. Tr bekörnelt; 2.—4. Fe mit je einer v Höckerchen-Lr, übrige B-G matt-glatt; Ta-G 3, 5, 4, 4.

Färbung des Kpr braun, Cp und Sc schwarz marmoriert, Abd v mit 3 Lr schwarzer Fleckchen; Ch, Pp und Be rostgelb, \pm schwarz genetzt.

Vic.: Umgebung von Melbourne — 4 ♂, 3 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1284/26).



Abb. 10. *Callihamus badius* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

2. Spec. *Callihamus inermis* nov. spec. (Abb. 11).

L des Kpr 3, des 1.—4. B 4, 6, 4,5, 5,5 mm.

Zu den aus Abb. 11 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: das fr Häkchen des To ganz

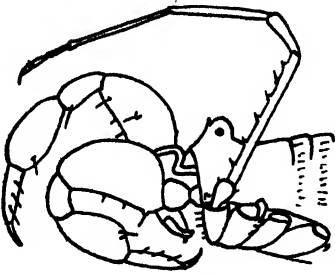


Abb. 11. *Callihamus inermis* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

senkrecht, To sonst glatt; FR des Cp unbewehrt, doch an jeder Seitenecke mit 1 kleinen Zähnchen besetzt. Fläche des Cp, des Sc und des 1.—3. f Tg des Abd matt-glatt, sehr fein chagrinieren und nur mit je 1 Qr feiner Börstchen besetzt; 2. Cx a-hinten mit 1 dicken, stumpfen Höcker besetzt. — Ch: 1. G d-a mit 1 deutlichen Buckel, sonst aber wie 2. G unbewehrt. —

Pp fast unbewehrt, die Dörnchen anderer *Triaenonychidae* hier durch feine, nicht auf einem Sockel stehende Börstchen ersetzt, deren Verteilung siehe Abb. 11; Ti stark geschwollen. — Be außer 1. Fe unbewehrt; Ta-G 3, 5, 4, 4.

Färbung des Kpr d schwarzbraun, Sc mit 2 sub-mn und 2 l Lr runder, rostgelber Fleckchen; die f St des Abd rostgelb mit 3 Lr schwärzlicher Flecken; Ch und Pp rostgelb, Be desgl., doch schwarz genetzt.

Tas.: Hobart Town — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1300/42).

27. Gen. *Nunciella* nov. gen.

1903, *Triaenonyx* (part.), Pocock in: Proc. Zool. Soc. London, II, p. 404.

1910, *Nuncia* (part.), LOMAN in: Faun. S.W.-Austr., Opiliones, III, Lief. 4, p. 133.

1914, *Nuncia* (part.), ROEWER in: Arch. Naturg. LXXX, fasc. 12, p. 80.

1923, *Nuncia* (part.), ROEWER, Weberknechte der Erde, p. 592.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend, niedrig, unbewehrt, höchstens bekörnelt; FR des Cp nicht durch 1 Qf abgesetzt, unbewehrt oder mit 1 Höckerchen-Qr besetzt. — Fläche des Cp und des Sc sowie 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt. — Be unbewehrt, doch 1. Fe und Ti bisweilen mit größeren Höckerchen oder Zähnchen besetzt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 3, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 4gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

Austr. und N.Z. — 5 Arten.

Pocock beschreibt 1903 (l. c.) unter dem Namen *Triaenonyx aspera* n. sp. eine *Triaenonychide*, von der im Brit. Mus. London nur

das einzige Exemplar als Typus den Fundort »Australien« ohne nähere Ortsangabe trägt. In Pococks Diagnose wird wohl der 2. Ta mit 13 G angegeben, aber die L des 2. B nicht, obgleich diese für das 1., 3. und 4. B angemerkt wird. Dies ist um so mehr zu beachten, als dem in London vorhandenen Typus beide 2. Be fehlen, also weder deren L noch Zahl der Ta-G festgestellt werden kann.

Weder Pocock 1903 noch Loman 1910 haben auf die G-Zahl des 1. und 2. B geachtet, auf welch bedeutungsvolles Merkmal Soerensen allerdings schon 1902 hingewiesen hatte. Bei den mir 1914 und 1923 vorliegenden *Nuncia*-Arten ist nun der Endabschnitt des 2. Ta 3gl. *Nuncia* (*Triaenonyx*) *aspera* (der Speciesname 1914 von mir leider versehentlich als »*aspersa*« angegeben und 1923 ebenso in die »Weberknechte« verschleppt) hatte ich 1914 und 1923 nicht gesehen, konnte also für diese Art die G-Zahl des Endabschnittes des 2. Ta nicht angeben. Bei den mir heute vorliegenden Tieren, die in allen Merkmalen mit Pococks Diagnose von Genus und Species übereinstimmen, zeigt sich aber der Endabschnitt des 2. Ta, soweit die Tiere erwachsen sind, 4gl. Deshalb ist diese Art in eine besondere Gattung zu stellen, die sich von *Nuncia* Lom. mit Endabschnitt des 2. Ta 3gl unterscheidet durch den Endabschnitt des 2. Ta 4gl. Sie mag den Namen *Nunciella* führen; aus ihr sind mir 5 Arten bekannt, die sich folgendermaßen trennen:

- 1' Pp-Fe m-a mit 2 Dörnchen 2.
- '' Pp-Fe m-a nur mit 1 Dörnchen (Abb. 15 (Vic.)
- 4. *N. parvula* n. sp., p. 165
- 2' FR des Cp oben glatt 3.
- '' FR des Cp oben mit 1 Höckerchen-Qr besetzt 4.
- 3' Pp-Pt l-a unbewehrt; 2. G der Ch über der Basis der beweglichen Schere unbewehrt (Abb. 12) (W.Austr.) . . 1. *N. aspera* (Poc.), p. 163
- '' Pp-Pt l-a mit 1 Dörnchen; 2. G der Ch über der Basis der beweglichen Schere mit 1 Dörnchen (Abb. 16) (N.Z.) . 5. *N. granulata* n. sp., p. 166
- 4' 1. G der Ch d-l mit 1 b und 1 mittleren sowie d-m mit 1 mittleren und 1 a Dörnchen bewehrt (Abb. 13a) (Vic.)
- 2. *N. cheliplus* n. sp., p. 164
- '' 1. G der Ch nur d-m mit 1 a Dörnchen bewehrt, sonst unbewehrt (Abb. 14) (W.Austr.) 3. *N. frontalis* n. sp., p. 165

1. Spec. *Nunciella aspera* (Poc. 1903) (Abb. 12).

1903, *Triaenonyx a.*, Pocock in: Proc. Zool. Soc. London, II, p. 404.

1910, *T. a.*, Loman in: Fauna Südwest-Austr., Opiliones, III, Lief. 4, p. 133.

1914, *Nuncia aspersa*, Roewer in: Arch. Naturg., LXXX, fasc. 12, p. 80.

1923, *Nuncia aspersa*, Roewer, Weberknechte der Erde, p. 592.

L des Kpr 5, des 1.—4. B 8, 14, 7,5, 12 mm.

Zu den aus Abb. 12 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp, des Sc und gleichmäßig fein bekörnelt, doch PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit 1 Körnchen-Qr; die f St des Abd matt-glatt; Fläche der 1.—4. Cx regellos bekörnelt, 2. und 3. Cx mit hinterer und 4. Cx mit vorderer Höckerchen-Rr. — Ch: 1. G d bekörnelt und d-m mit 1 a sowie d-l mit 1 b Dorn und 2—3 mittleren Zähnchen; 2. G unbewehrt. — 2.—4. B unbewehrt; Ta-G 3, 11—15, 4, 4. — SGM: der 1gl Basalabschnitt des 1. Ta beim ♂ stark verdickt, beim ♀ normal.

Färbung des Kpr rostbraun, Be blaß rostgelb, Ch und Pp leicht schwarz genetzt.

Austr.: (genauer Fundort?) — 1 (♂ oder ♀?) — (Typus Pococks 1903 im Brit. Mus. London — non vidi).

S.W.Austr.: Pinjarra, Lunenburg, Brunswick, Bridgetown — 5 pulli — (Stücke LOMANS 1910 — Mus. Hamburg — vidi).

W.Austr.: Darlington, Cape Leuvien, Serpentine Falls (Darling Rang), Rottneest Isl. (Lake Herschell, Point Clune) — 4 ♂, 2 ♀, 29 pulli — (ex Mus. Perth — vidi).

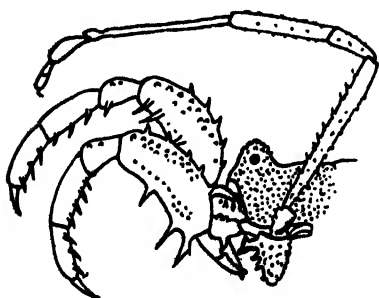


Abb. 12. *Nunciella aspera* (Poc.) ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

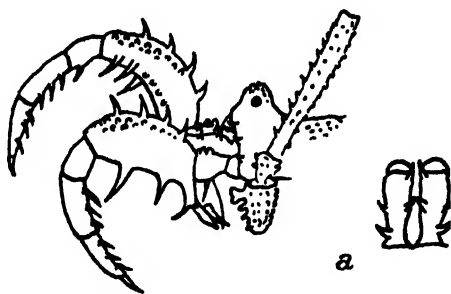


Abb. 13. *Nunciella cheliplus* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B; a) Dorsalan-sicht der Ch.

2. Spec. *Nunciella cheliplus* nov. spec. (Abb. 13).

L des Kpr 5, des 1.—4. B 6,5, 10, 7,5, 10 mm.

Zu den aus Abb. 13 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc rauh chagriniert, hinter dem To und 1.—4. A des Sc regellos mit groben Körnchen bestreut, PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 2 Qr grober Körnchen, die f St des Abd nur mit je 1 Körnchen-Qr; Fläche der 1.—4. Cx regellos grob gekörnelt, 2. Cx a-hinten und 4. Cx a-vorn mit je 2 Dörnchen. — Ch: 2. G fr nur bekörnelt. — Be: 1.—4. Tr und Fe grob bekörnelt, 1. Fe außerdem d und v mit je 1 Lr stumpfer Höcker-

chen; Ta-G 3, 9—10, 4, 4. — Basalabschnitt des 1. Ta beim ♂ und ♀ gleich und normal.

Färbung des Kpr rostbraun, d und v auf dem Abd \pm schwarz marmoriert; Ch, Pp und Be rostbraun, \pm schwarz genetzt.

Vie.: Melbourne (Dandenong Ranges) — 1 ♂, 1 ♀ — (Typus Coll. Rwr. Nr. 1286/28).

3. Spec. *Nunciella frontalis* nov. spec. (Abb. 14).

L des Kpr 4, des 1.—4. B 5,5, 10, 6, 8,5 mm.

Zu den aus Abb. 14 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp an den vorderen Seitenecken und hinter dem To grob bekörntelt, im übrigen wie 1.—4. A des Sc rauh chagriniert; PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je

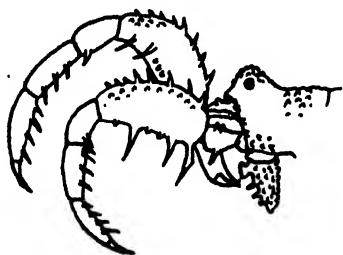


Abb. 14. *Nunciella frontalis* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linker Cx.

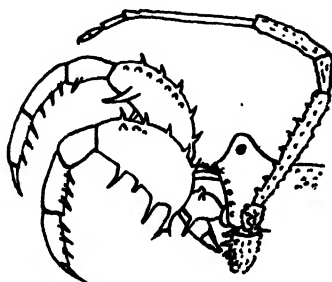


Abb. 15. *Nunciella parvula* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

2 Körnchen-Qr; die f St des Abd mit nur je 1 Körnchen-Qr; Fläche der 1.—4. Cx grob bekörntelt, 1.—4. Cx mit je 1 vorderen und hinteren Höckerchen-Rr, 2. Cx a-hinten und 3. und 4. Cx a-vorn mit 2 Dörnchen. — Ch: 1. G nur d-a mit 1 Dörnchen, 2. G fr bekörntelt. — Be unbewehrt, doch 1.—4. Tr und Fe grob bekörntelt; Ta-G 3, 9—11, 4, 4. — Basalabschnitt des 1. Ta beim ♂ und ♀ gleich und normal gebaut.

Färbung des Kpr rostgelb, Cp mit 4 schwarzen Längsflecken, jede A des Sc sowie jedes f Tg und St des Abd schwarzbraun hervortretend; Ch, Pp und Be rostgelb, \pm schwarz genetzt.

W.Austr.: Perth — 1 ♂, 1 ♀ — (Typus Coll. Rwr. Nr. 1285/27).

W.Austr.: Catic — 3 pulli — HUME leg. — (Brit. Mus. London).

4. Spec. *Nunciella parvula* nov. spec. (Abb. 15).

L des Kpr 2,5, des 1.—4. B 4,5 7, 5, 6 mm.

Zu den aus Abb. 15 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To matt-glatt, nicht bekörntelt; Fläche des Cp und des Sc äußerst fein chagriniert, fast matt-glatt, nur

hinter dem To einige Körnchen verstreut; 1.—4. A des Sc scharf umgrenzt und wie PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Körnchen-Qr; die f St des Abd glatt; Fläche der 1.—4. Cx regellos grob gekörnelt; 2. Cx a-hinten und 4. Cx a-vorn mit je 2 Dörnchen. — Ch: 1. G d glatt, nur d-a mit 1 Dörnchen, 2. G fr bekörnelt und fr-m mit 2 Dörnchen. — Be wie bei voriger Art; Ta-G 3, 8, 4, 4. — Basalabschnitt des 1. Ta beim ♂ und ♀ gleich und normal gebaut.

Färbung des Kpr rostbraun, \pm schwarz marmoriert; Ch, Pp und Be rostgelb, schwarz genetzt.

Vle.: Melbourne (Dandenong Ranges) — 3 ♂, 2 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1287/29).

5. Spec. *Nunciella granulata* nov. spec. (Abb. 16).

L des Kpr 4, des 1.—4. B 7, 10,5, 5,5, 7,5 mm.

Zu den aus Abb. 16 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Pp-Fe auch v-m mit b Dorn. —

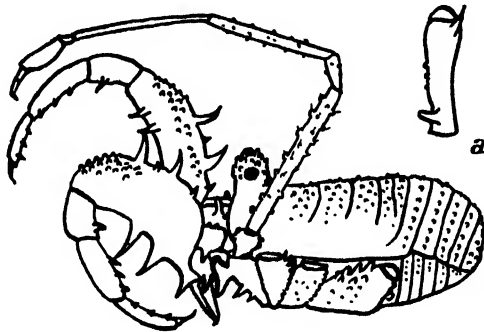


Abb. 16. *Nunciella granulata* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B; a) linke Ch in Dorsalansicht.

Be wie bei voriger Art; Ta-G 3, 12, 4, 4. — Basalabschnitt des 1. Ta beim ♂ stark verdickt.

Färbung des Kpr und sämtlicher Gliedmaßen blaß rostgelb.

N.Z.: Christchurch — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1601/44).

28. Gen. *Calliuncus* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend und oben mit 1 kleinen mn Häkchen bewehrt; FR des Cp oben unbewehrt und nicht durch eine Qf abgesetzt. 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 3, 6, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

Austr. — 2 Arten.

- 1' Pp-Fe m-a und Pp-Pt m-a unbewehrt; 1. G der Ch l-b mit 1 Dörnchen; Kpr d gleichmäßig rostgelb, \pm schwarz genetzt, Be rostgelb (Abb. 17) (W.Austr.) 1. *C. ferrugineus* n. sp., p. 167
- '' Pp-Fe m-a mit 2 und Pp-Pt m-a mit 1 Dörnchen; 1. G der Ch l-b unbewehrt; Kpr d mit großem schwarzen Sattel auf dem Sc; Be ganz schwarz (Abb. 18) (Vic.) 2. *C. ephippiatus* n. sp., p. 167

1. Spec. *Calliuncus ferrugineus* nov. spec. (Abb. 17).

L des Kpr 3,5, des 1.—4. B 4,5, 7, 5,2, 6,3 mm.

Zu den aus Abb. 17 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc gleichmäßig bekörntelt; 1.—5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Körnchen-Qr; die f St des Abd matt-glatt; Fläche der 1.—4. Cx regellos grob bekörntelt; 1.—4. Cx mit vorderer und hinterer Höckerchen-Rr; 2. Cx a-hinten und 4. Cx a-vorn mit je 2 Dörnchen. Ch: 1. G d-l mit 1 b und

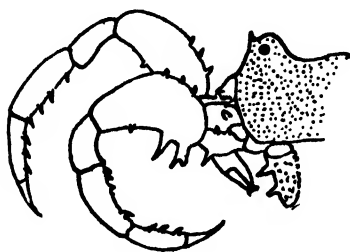


Abb. 17. *Calliuncus ferrugineus* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linker Cx.

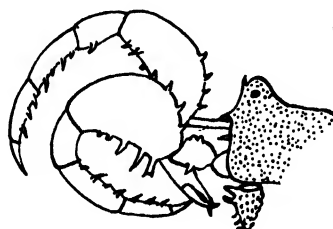


Abb. 18. *Calliuncus ephippiatus* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie linker 1. Cx.

d-m mit 1 a Dörnchen, 2. G fr bekörntelt. — Be am 1.—4. Tr und Fe leicht bekörntelt, sonst unbewehrt, nur 1. Fe mit 1 v Lr stumpfer Höckerchen; Ta-G 3, 6, 4, 4.

Färbung des Kpr d und v rostgelb, Cp und Sc leicht schwarz genetzt; Ch, Pp und Be rostgelb.

W.Austr.: Perth — 1 ♂, 1 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1288/30).

2. Spec. *Calliuncus ephippiatus* nov. spec. (Abb. 18).

L des Kpr 3,5, des 1.—4. B 4,5, 7, 5, 6 mm.

Zu den aus Abb. 18 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp unten j der Ch mit je 1 Dörnchen; Cp, Sc, f Tg und St des Abd wie bei *C. ferrugineus*; Fläche der 1. und 2. Cx regellos grob bekörntelt, Fläche der 3. und 4. Cx matt-glatt; 1.—4. Cx mit je 1 vorderen und hinteren Höckerchen-Rr; 2. Cx a-hinten und 4. Cx a-vorn mit je 2 Dörnchen. — Ch: 1. G nur

d-a mit 1 Dörnchen; 2. G fr bekörntelt. — Be an Tr und Fe leicht bekörntelt, 1. Fe v mit 1 Lr aus 7—9 stumpfen Höckerchen; Ta-G 3, 6, 4, 4.

Färbung des Kpr rostrot, To 1 schwarz gefleckt, Sc mit 1 großen schwarzen, scharf begrenzten Sattelfleck, der auf der 1. Qf des Sc geradlinig-quer begrenzt ist und nach hinten 1 schmalen mn Lappen entsendet; das d und v Opa schwarz und jedes f St des Abd mit 1 schwarzen Querflecken. Diese schwarzen Fleckenzeichnungen heben sich sehr scharf von der schön rostroten Grundfärbung des Kpr ab. — Ch, Pp und 1.—4. Cx einfarbig rostrot, die Be vom Tr an völlig schwarz.

Vle.: Dandenong Ranges — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1289/31).

29. Gen. *Prasma* nov. gen.

1920, *Monoxyomma* (part.), Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 44.

To mit 1 deutlich abgesetzten mn Dorn und fast um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt; FR des Cp ohne Qf und oben stark bewehrt. — 1., 2. und 4. A des Sc mit je 1 Tuberkelpaar, die 3. A mit 1 Dornenpaar, PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Körnchen-Qr. — 1.—4. B unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 3, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

Diese Gattung ist begründet auf »*Monoxyomma tuberculatum*« Hogg 1920 (l. c. p. 44), wie ich schon oben (p. 145) ausführte, und zwar auf dem mir vorliegenden einen der 3 ♂. Die beiden von Hogg als ♀ bezeichneten Tiere sind pulli und können für die Diagnose von Gattung und Art nicht in Frage kommen. In der folgenden Diagnose der Art finden sich Abweichungen von Hoggs Angaben. Diese sind sämtlich am besagten Typus festgestellt, so auch die gleichmäßige Bekörnelung der Fläche des Cp und des Sc, die Tuberkelpaare auf der 1., 2. und 4. A des Sc, Bewehrung von Ch und Pp usw. Die Figuren Hoggs auch von dieser Art sind sehr mangelhaft, die Zähnchen, die er auf den Seitenflächen des Cp und des Sc zeichnet, fehlen; auch Ch und Pp sind anders bewehrt, wie es Hogg in seinen Figuren zeichnet.

1. Spec. *Prasma tuberculata* (Hogg 1920) (Abb. 19).

1920, *Monoxyomma tuberculata*, Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 44, Tafel 3, Fig. 11a—c.

(Diagnose und Fig. 119 nach Typus):

Zu den aus Abb. 19 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Mitte des FR des Cp mit 1 starken

mn Dorn und j davon mit je 1 Rr aus 5 Zähnchen. — Ch: 1. G mit 1 kräftigen Dorn auf dem d Buckel, 2. G b-m mit 1 kleineren Dörnchen. — Pp: Fe d mit etwa 20 Dörnchen regellos bestreut, v bekörntelt und

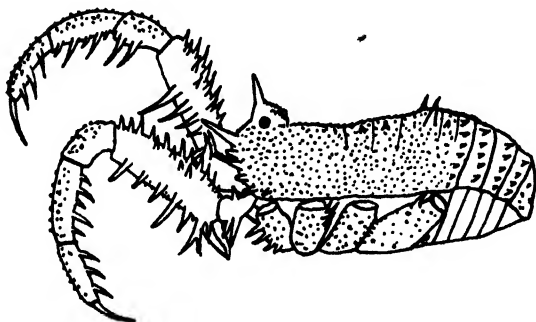


Abb. 19. *Prasma tuberculata* (Hogg) ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp (nach Typus Hogg's).

v-l wie Abb. 19 bewehrt, m-a unbewehrt, doch v-m in den b $\frac{2}{3}$ mit 1 schrägen Lr aus 4 starken Dornen. — Be bis zur Ti regellos und grob bekörntelt; Ta-G 3, 10, 4, 4.

Färbung des Kpr dunkelgelbbraun; Ch und Pp schön rostgelb glänzend; Be schmutzig braun.

N.Z.: Mt. Algidius, Rakaia Gorge (Südinsel) — 3 ♂, 2 pulli — (Typus vidi sub *Monoxyomma t.* Hogg, Nr. K 17 im Brit. Mus. London).

30. Gen. *Akaroa* nov. gen.

To quer-oval, mit 1 mn Dorn, um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt; FR des Cp nicht durch 1 Qf abgesetzt, oben wenigstens l-j bewehrt. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 4, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel stärker und < deren Mittelast. Alle A des Sc und die F Tg des Abd ganz unbewehrt.

N.Z. — 1 Art.

1. Spec. *Akaroa formosa* nov. spec. (Abb. 20).

L des Kpr 4, des 1.—4. Fe 2,5, 4, 3, 3,5, des 1.—4. B 7, 10, 8, 9 mm.

Zu den aus Abb. 20 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc unbewehrt, matt-glatt, PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Körnchen-Qr wie auch die f St des Abd; Fläche der 1.—4. Cx regellos be-

körnelt. — Ch: 1. G mit je 1 a und 1 b Zähnchen, 2. G d-b mit 1 Zähnchen. — Be unbewehrt; 1.—4. Fe gerade; Ta-G 4, 14, 4, 4.

Färbung des Kpr und sämtlicher Gliedmaßen einfarbig schön rostgelb.

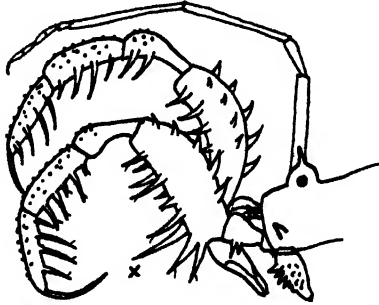


Abb. 20. *Akaroa formosa* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Cp mit beiden Ch und Pp sowie 1. linker Cx und 1. rechtem B.

N.Z.: Akaroa — 2 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1254/19).

N.Z.: Mt. Algidius, Rakaia Gorge (Südinsel) — 1 ♀ — HALL lg. — Brit. Mus. London).

31. Gen. *Antongila* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend, mit 1 starken, nach vorn geneigten, ungegabelten, mn Dorn; FR des Cp oben bedornt, doch nicht durch 1 Qf abgesetzt. — 1. und 4. A des Sc mit kurzen, 2. und 3. A mit langen, starken Dornpaaren, 5. A und 1. f Tg des Abd mit je 1 Qr kurzer Dornen und größeren Seiteneckdornen, 2. und 3. f Tg mit je 1 mittleren Paare starker Dornen bewehrt. — Be lang und dünn, nur 1. Fe v bedornt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 4, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

Madg. — 1 Art.

Diese Gattung ist *Spinimontia* RWR. 1914 sehr nahe verwandt, unterscheidet sich von ihr aber durch die so stark bewehrten f Tg des Abd (vgl. die Gattungstabelle).

1. Spec. *Antongila spinigera* nov. spec. (Abb. 21).

L des Kpr 8, des 1.—4. Fe 5, 10, 7, 9, des 1.—4. B 16, 36, 23, 33 mm.

Zu den aus Abb. 21 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp j des To mit je 1 Qr aus 3 Dornen, LR des Sc neben der 1. A mit 2 Dörnchen; Opa mit 1 Tuberkelpaar und hinten mit 1 Saumreihe runder Körnchen besetzt;

4. Cx a-vorn mit 1 spitzen Dorn und vor diesem mit 1 eigentümlich 3gabeligen Warze besetzt. — Opg glatt, mit deutlich abgesetztem, glattem Randsaum. — Ch glatt: 1. G d-l mit 1 b und d-m mit 1 a Dörn-

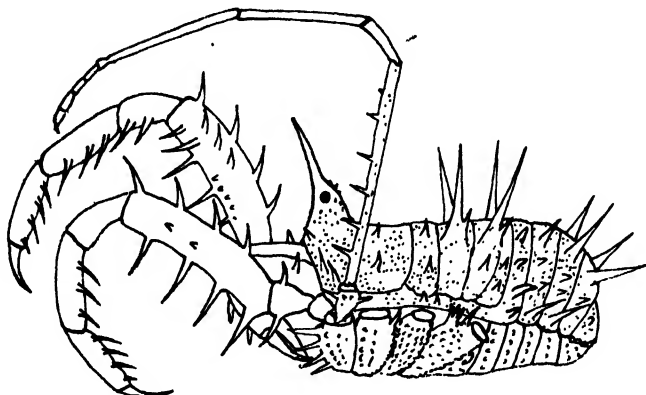


Abb. 21. *Antongila spinigera* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B (übrige Be nicht gezeichnet).

chen, 2. G fr mit 2—3 m-gerichteten Dörnchen. — Be: 1.—4. Tr j mit je 2—3 Dörnchen; 2.—4. Fe in Spuren bekörnelt, übrige B-G unbewehrt; Ta-G 4, 13, 4, 4.

Madg.: Bai d'Antongil — 2 ♂ — (Typus Coll. SIMON Nr. 21345 im Mus. Paris; Cotypus Coll. RWR. Nr. 1290/32).

32. Gen. *Rydrusa* nov. gen.

To mit 1 mn ungegabelten Dorn und um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt; FR des Cp oben und unten j des To bewehrt und durch 1 deutliche Qf abgetrennt. — 1. und 3. A des Sc mit je 1 hohen Dornenpaar; PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr aus 5 oder 3 Dornen. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 4, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

Ql. — 1 Art.

Diese Gattung hat viel Gemeinsames mit *Equitius* SIM. und mit *Jenolanicus* RWR., doch ist die Gliederung des 1. Ta eine andere und auch die Bewehrung des Sc (1. A) sowie die des 1.—3. f Tg des Abd abweichend.

1. Spec. *Rydrusa armata* nov. spec. (Abb. 22).

L des Kpr 4, des 1.—4. Fe 2,5, 3,5, 2,5, 3, des 1.—4. B 8, 15, 8, 11 mm.

Zu den aus Abb. 22 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp unten (über den Ch) mit 3 und oben j des To mit je 4 schräg-aufrechten Dörnchen. — Ch:



Abb. 22. *Rydrusa armata* nov. gen. nov. spec. ♀. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp und 1. linker Cx und Tr.

1. G d-m mit 1 a Dörnchen, 2. G fr bekörntelt und mit 2 m gerichteten Dörnchen besetzt. — Be lang und dünn, vom Fe an unbewehrt; 1.—4. Tr j mit je 1—2 Dörnchen besetzt; Ta-G 4, 9, 4, 4.

Färbung des Kpr, der Be, Ch und Pp einfarbig dunkelbraun.

Ql.: Winton — 1 ♀ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1291/33).

33. Gen. *Triasnobletus* nov. gen.

To mit 1 mn, ungegabelten Dorn und von der Mitte des FR des Cp um seinen Lm entfernt; FR des Cp bedornt und nicht durch 1 Qf abgesetzt. — 1., 2., 4. und 5. A des Sc und 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt,

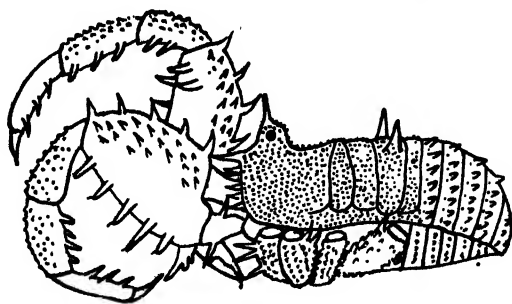


Abb. 23. *Triasnobletus crassipalpus* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp.

3. A des Sc mit 1 Dornenpaar bewehrt. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 4, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

1. Spec. *Triaenobletus crassipalpus* nov. spec. (Abb. 23).

L des Kpr 6, des 1.—4. Fe 3, 5, 3,5, 4, des 1.—4. B 11, 18, 12, 14 mm.

Zu den aus Abb. 23 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp mit 11 waagerecht vorgestreckten Dörnchen, von denen das mn am größten ist. Fläche des Cp und des Sc gleichmäßig bekörntelt und die Qf des Sc sehr deutlich. — Ch: 1. G d-m mit 1 a Dörnchen, 2. G fr bekörntelt und m-b mit 1 Dörnchen. — Pp mächtig entwickelt, besonders Fe d stark verdickt; Pt und Ti d grob bekörntelt, Ta dagegen d glatt. — Be unbewehrt, bis zur Ti leicht bekörntelt; Ta-G 4, 11, 4, 4.

Färbung des Kpr, der Ch, Pp und Be einfarbig rotbraun.

N.Z.: Akaroa — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1292/34).

34. Gen. *Hendea* nov. gen.

1920, *Monoxyomma* (part), HOGG in: Proc. Zool. Soc. London, p. 44.

(Diagnose nach HOGG 1920, l. c. und HIRSTS Angaben, vgl. Liste, p. 141, Nr. 21).

To mit 1 deutlich abgesetzten mn Dorn und um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt; FR des Cp unbewehrt und durch 1 Qf von der Fläche des Cp getrennt. — Nur die 3. A des Sc mit 1 Dornenpaar, Sc im übrigen und 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt. — Be bewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 5, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

Die Begründung dieser Gattung, deren einzige Art ich nicht zu Gesicht bekommen habe, geht aus der Bestimmungstabelle (p. 149) und aus den Ausführungen zu Hoggs Bearbeitungen (p. 144) hervor.

1. Spec. *Hendea hendei* (HOGG 1920).

1920, *Monoxyomma hendei*, HOGG in: Proc. Zool. Soc. London, p. 44, Tafel 3, Fig. 10a—d.

(Diagnose nach HOGG 1920, l. c. und HIRSTS Angaben, vgl. Liste p. 141, Nr. 21.)

To mit 1 deutlich abgesetzten mn Dorn, sonst unbewehrt; FR des Cp durch 1 Qf abgesetzt und wie die Fläche des Cp und des 1. und 2. A des Sc matt-glatt, nicht bekörntelt; 3. A mit 1 Paar m sich b berührender Dornen; 4. und 5. A des Sc sowie 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Tuberkel-Qr. — Die f St des Abd matt-glatt, Fläche der 1.—4. Cx besonders a in mehreren Lr grob bekörntelt. — Ch d grob bekörntelt (vgl. Hoggs Fig. 10a). — Pp (nach Hoggs Figur): Tr d mit 2 Dörnchen, Fe d bekörntelt und mit 2 Dörnchen-Lr, v?, Pt d bekörntelt und mit einigen

Dörnchen bestreut, Ti und Ta d glatt (?), ihre Bewehrung? — Be an Tr, Fe, Pt und Ti reihenweise grob bedornt; Ta-G 5, 16, 4, 4.

Färbung des Kpr gelbbraun, schwärzlich untermischt; Ch und Pp schwarz genetzt.

N.Z.: Hendes Ferry, Central Westland — 1 ♂ — (Typus im Brit. Mus. London — non vidi).

35. Gen. *Hedwiga* nov. gen.

To um seinen Lm von der Mitte des FR des Cp entfernt, mit 1 mn Dorn besetzt. FR des Cp unbewehrt und nicht durch 1 Qf abgesetzt. Nur 3. und 4. A des Sc mit je 1 Kegelhöckerpaar besetzt, Sc im übrigen und 1.—3. f Tg des Abd unbewehrt. — Be unbewehrt; 1. und 2. Cc $\frac{1}{2}$ bzw. $\frac{1}{3}$ so lang wie Astr, also $\frac{1}{3}$ bzw. $\frac{1}{4}$ der Mt-L erreichend; Ta-G mehr als 6 (variabel, mehr als 6 (variabel), 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; die Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel < deren Mittelast. — SGM in der Ausbildung des Pp wahrscheinlich.

N.Z. — 1 Art.

1. Spec. *Hedwiga manubriata* nov. spec. (Abb. 24).

L des Kpr 4, des 1.—4. Fe 3, 4, 3, 3,5, des 1.—4. B 11, 16, 12, 14 mm.

Zu den aus Abb. 24 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: Fläche des Cp und des Sc (mit

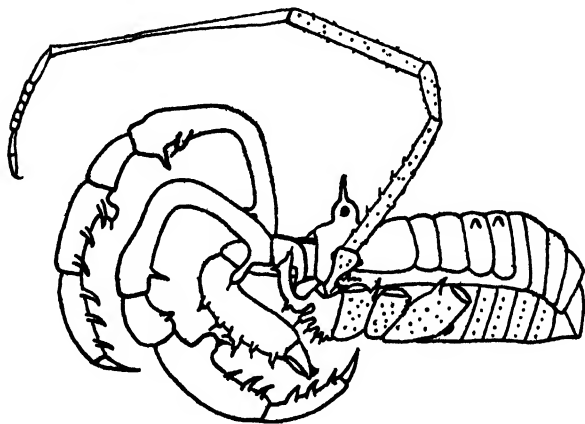


Abb. 24. *Hedwiga manubriata* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

Ausnahme der 3. und 4. A, die je 1 Tuberkelpaar tragen) sowie des 1.—3. f Tg des Abd matt chagriniert und unbewehrt. FR der 1. Cx mit 1 Rr aus 4 stumpfen Dörnchen und vor dem a derselben noch ein weiterer mächtiger, aufgerichteter Haken, der so lang ist wie die ganze Cx und

seinerseits 2 a und 1 b Zähnnchen trägt. — Ch: 1. G ganz glatt und unbewehrt; 2. G fr mit 5—6 Tuberkeln besetzt, deren mittlerer 2gabelig ist. — Pp: Tr keulig, auf gekrümmtem dünnem Stiel, unbewehrt, Fe in der Mitte rechtwinkelig nach unten gekrümmt, v-b mit 1 keuligen Fortsatz, a leicht verdickt, v-a mit 1 spitzen und m-a mit 1 stumpfen Dorn, Pt m unbewehrt und l-a mit 1 Dörnchen, Ti-v-j mit je 3 Dörnchen und außerdem v-l mit 1 b dicken Buckel, der zu dem v-b Keulendorn des Fe zu articulieren scheint. — Be bis zu den Ti leicht bekörnelt, sonst unbewehrt, nur 1. Fe v mit 5—6 größeren Körnchen besetzt; Ta-G 8, 17—18, 4, 4.

Färbung des Kpr dunkelbraun, die Tuberkelpaare der 3. und 4. A des Sc rostgelb; Ch und Pp und Be rostgelb, schwarz genetzt.

N.Z.: Akaroa — 1 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1293/35).

2. Subfam. Adaeinae Pocock.

Seit 1923 sind neue Gattungen dieser Subfamilie nicht bekannt geworden. Ich kann nur 1 neue Art der Gattung *Adaeum* mitteilen.

1. Gen. *Adaeum* Karsch 1880.

Literatur: W, p. 620.

Zu den 4 bekannten Arten dieser Gattung tritt 1 neue, ebenfalls aus S.Afr.; alle 5 Arten trennen sich:

- | | |
|---|---|
| 1' Pp-Pt j ohne Dörnchen (W, Fig. 779) (S.Afr.) | |
| | 1. <i>A. asperatum</i> KARSCH (W, p. 620) |
| —'' Pp-Pt wenigstens v-m mit 1 Dörnchen | 2. |
| 2' Pp-Pt v-m mit 1 Dörnchen | 3. |
| —'' Pp-Pt v-m mit 2 Dörnchen | 4. |
| 3' Pp-Pt v-m mit 1 geraden Dörnchen (W, Fig. 780c) (S.Afr.) | |
| | 2. <i>A. obtectum</i> LOM. (W, p. 621) |
| —'' Pp-Pt v-m mit 1 Dornhaken (W, Fig. 781e) (S.Afr.) | |
| | 3. <i>A. latens</i> LOM. (W, p. 621) |
| 4' Pp-Fe m nur mit 1 Dörnchen; Cp und Sc dicht und ohne Felerung mit Papillen besetzt (Abb. 25) (S.Afr.) | 5. <i>A. hewitti</i> n. sp., p. 175 |
| —'' Pp-Fe m mit 1 schrägen Lr aus 4 Dörnchen; Cp ohne Papillen, Sc mit Papillen-Kettenreihen, welche die 1.—4. A des Sc umsäumen (W, Fig. 782) (N.Z.) | 4. <i>A. nigritlavum</i> LOM. (W, p. 622) |

5. Spec. *Adaeum hewitti* nov spec. (Abb. 25).

L des Kpr 4, des 1.—4. B 4,5, 7,5, 5, 7 mm.

Zu den aus Abb. 25 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To regellos mit Papillen besetzt; FR des Cp dicht mit längeren Papillen besetzt, deren mn am größten

sind.. Fläche des Cp und des Sc sowie des 1.—3. f Tg des Abd dicht und regellos mit Papillen bestreut. — Ch auf dem 1. und 2. G bekörnelt, außerdem 1. G d mit 1 Dörnchen besetzt. — Pp dicht mit Papillen bedeckt, nur Fe m sowie Pt bis Ta v glatt. — Be bis zur Ti dicht mit



Abb. 25. *Adaeum hewitti* nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B.

Papillen bedeckt, 1.—4. Tr außerdem j mit je 1—2 Dörnchen und 1.—4. Fe mit je 1 d und v Dörnchen-Lr; Ta-G 3, 7—8, 4, 4 (pull.: 2, 2, 3, 3); Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl.

Färbung des Kpr und der Ch, Pp und Be schmutzig dunkelbraun.

S.Afr.: Grahamstown — 1 ♂, 1 pull. — Rev. R. GODFREY lg. 3. 7. 1913: Coll. HEWITT — (Typus Brit. Mus. London).

4. Gen. *Adaeulum* Rwr. 1914.

1. Spec. *Adaeulum areolatum* (Poc. 1903).

Literatur: W, p. 625.

Bisher nur aus Grahamstown (S.Afr.) bekannt, erhielt ich diese Art nun auch aus:

Natal: Durban — 1 ♂ — (Coll. RWR. Nr. 309/8).

S.W.Afr.: Windhuk — 1 ♂ — (Coll. RWR. Nr. 1298/40).

3. Subfam. *Triaenobuninae* Pocock.

Literatur: W, p. 625.

Zu den bekannten 6 Gattungen treten 4 neue hinzu, die sich allesamt trennen:

- | | |
|---|----|
| 1' Opg nicht mit Papillen besetzt | 2. |
| —'' Opg vorn mit Papillen dicht besetzt (Abb. 31a) | 9. |
| 2' To von Form eines nach vorn gerichteten Hornes, das j 1—5 Seitenzähne oder Dorne trägt (Abb. 26, 27 und W, Fig. 785 und 786) . . . | 3. |
| —'' To unbewehrt oder mit 1 mn Dorn besetzt (W, Fig. 787 und 789) . . | 6. |
| 3' 1. und 2. Ta jeweils 2gl; To j mit je 5 Dornen besetzt (Abb. 26) (N.Z.) | |
| 7. Gen. <i>Pristobunus</i> n. g., p. 177 | |
| —'' 1. Ta 3gl und 2. Ta 5- oder 6gl; To j nur mit je 1—3 Dornen besetzt | 4. |

- 4' 2. Ta 5gl 5.
 —" 2. Ta 6gl (Tas.) (W, Fig. 786) . 2. Gen. *Peckhamius* RWR. (W, p. 627)
 5' 3. und 4. Ta jeweils 3gl; To j mit je 1 Dorn besetzt (W, Fig. 785) (Austr.)
 1. Gen. *Triaenobunus* SOER. (W, p. 626)
 —" 3. und 4. Ta jeweils 4gl; To j mit je 3 Dornen (Abb. 27) (Vle.)
 8. Gen. *Dipristes* n. g., p. 179
 6' 2. Ta 4gl; To unbewehrt (W, Fig. 789) (Tas.)
 5. Gen. *Miobunus* RWR. (W, p. 629)
 —" 2. Ta 6- oder mehr-gl; To unbewehrt oder mit 1 mn Dorn 7.
 7' 2. Ta 6gl 8.
 —" 2. Ta mehr als 6gl, variabel; To von der Mitte des FR des Cp entfernt
 und mit 1 mn Dorn (W, Fig. 788) (Tas.)
 4. Gen. *Glyptobunus* RWR. (W, p. 628)
 8' To mit 1 mn Dorn; FR des Cp ohne Qf (W, Fig. 787) (Tas.) . . .
 3. Gen. *Phanerobunus* RWR. (W, p. 628)
 —" To unbewehrt; FR des Cp mit deutlicher Qf (W, Fig. 790) (Tas.). .
 6. Gen. *Chrestobunus* RWR. (W, p. 630)
 9' Ta-G 3, 4, 4, 4 (Abb. 30) (N.Z.) 9. Gen. *Cenefia* n. g., p. 180
 —" Ta-G 3, 6 oder mehr, 4, 4 (Abb. 31—33) (N.Z.)
 10. Gen. *Algidia* Hogg, p. 181

7. Gen. *Pristobunus* nov. gen.

1920, *Triaenobunus* (part.), Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 36.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp in Form 1 starken Dornes aufsteigend, stark nach vorn geneigt und sowohl j wie auch d-mn mit je 1 Lr von Sägezähnen besetzt; FR des Cp stark bedornt und nicht durch 1 Qf abgesetzt. Fläche des Cp und der 1.—4. A des Sc von Papillenreihen umzogen und daher gefeldert (Abb. 26); 1.—3. A mit je 1 Tuberkelpaar; 4. A mit 1 Dornenpaar; Sc-PR und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr solcher Dornen; Opg nicht mit Papillen besetzt, glattrandig; Stg deutlich sichtbar; Stn hinten gegabelt. — Ch klein und schwach bewehrt. — Be: 1. Fe stark bewehrt; 1. und 2. Cc sehr klein und kaum wahrnehmbar; Be bis zur Ti ungleichmäßig und stark bewehrt; Ta-G 2, 2, 3, 3; Endabschnitt des 1. und des 2. Ta jeweils 1gl; Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

1. Spec. *Pristobunus acuminatus* (Hogg 1920) (Abb. 26).

1920, *Triaenobunus* a., Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 36, Tafel 2, Fig. 6a—d.

(Diagnose und Zeichnung nach Hogg's Typus, vgl. p. 147 und Liste p. 141, Nr. 35):

L des Kpr 4, des 1.—4. B 5, 8, 6,5 8,7 mm.

Zu den aus Abb. 26 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To j mit je 1 Lr aus 5 Sägezähnen und mit 1 d. Lr aus nur 3 Sägezähnen; FR des Cp j mit 1 Qr aus 7—8 Dörnchen. — Vor der Dornen-Qr des PR des Sc und des 1.—3. f Tg des Abd steht außerdem noch je 1 Qr kleinerer Tuberkeln. — Opg vorn und j glattrandig, ohne Papillenbesatz. — Ch: 1. G unbewehrt, 2. G fr bekörnelt. — Pp: Tr nur d mit 1 Tuberkel besetzt;

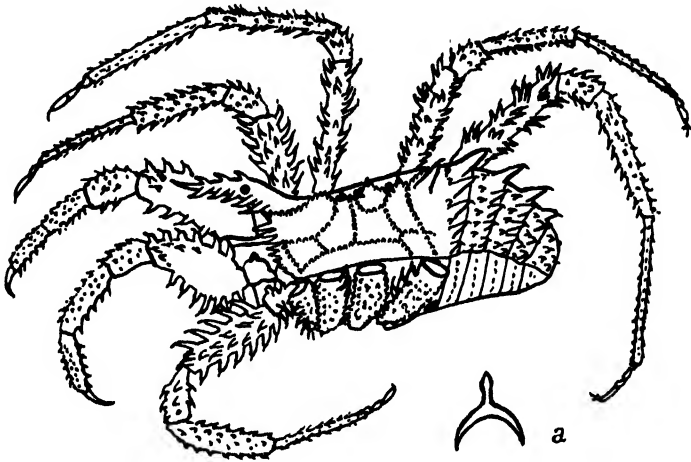


Abb. 26. *Pristobunus acuminatus* (HOGG) ♂. Linke Seitenansicht des Kpr mit beiden Ch, Pp und 1. Be, sowie mit 2.—4. rechtem B (nach HOGGS Typus).

die m Fläche des Fe ist kahl; Pt m mit 2 kleinen Dörnchen und Ti wie Ta v-j mit je 5 kleinen Dörnchen. — Be: 1.—4. Mt rauh bekörnelt und beborstet; Ta-G 2, 2, 3, 3.

Färbung des Kpr d dunkler und v heller gelbbraun, die Papillenreihen des Rückens blasser; Ch und Pp gelbbraun, schwarz genetzt, ebenso die Be.

N.Z.: Holliford River, L. Wakatipu (Prov. Otago) — 1 ♂ — (Typus HOGGS-K 18 — im Brit. Mus. London, vidi).

N.Z.: (derselbe Fundort) — 3 ♂ (oder ♀?) — (Nr. 36—38 meiner Liste, p. 141, im Brit. Mus. London).

In HOGGS Zeichnungen (l. c. Tafel 2, Fig. 6a!) sind Pp-Fe, To und 1.—3. f Tg des Abd nicht richtig gezeichnet, ferner fehlen hier die mittleren Tuberkelpaare der 1.—3. A des Sc, auch ist die Bekörnelung der 1.—4. Cx und der f St des Abd nicht richtig wiedergegeben.

8. Gen. *Dipristes* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend, stark nach vorn geneigt, j mit je 3 Sägezähnen und in 1 Spitze auslaufend, d jedoch kahl; FR des Cp j des To stark bedornt. — Sc durch Papillareihen gefeldert; 1.—4. A des Sc mit je 1 stumpfen Kegelhöckerpaar; PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Qr stumpfer Kegelhöcker. — Be, besonders das 1. B, bis zur Ti reich und stark bewehrt; 1. und 2. Cc viel < Astr; Ta-G 3, 5, 4, 4; Endabschnitt des 1. Ta 2- und des 2. Ta 3gl; Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel < deren Mittelast. — Opg nicht mit Papillen besetzt; Stn hinten gegabelt.

Vlc. — 1 Art.

1. Spec. *Dipristes serripus* nov. spec. (Abb. 27).

L des Kpr 4, des 1.—4. Fe 1,2, 2,5, 1,5, 2, des 1.—4. B 5, 10, 6,5, 8 mm.

Zu den aus Abb. 27 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: FR des Cp j des To mit je 1 Qr aus 6 Dornen; PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd wie bei voriger Art;

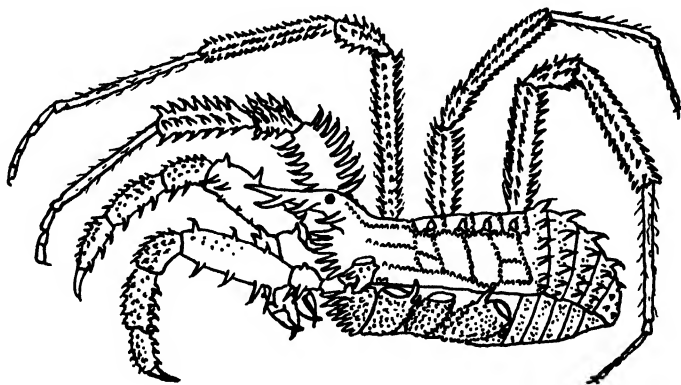


Abb. 27. *Dipristes serripus* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr mit beiden Ch und Pp sowie mit 1.—4. rechtem B.

die f St des Abd mit je 1 Querstreif verstreuter Körnchen; Opg bis auf einige Börstchen kahl und unbewehrt. — Ch: 1. G d mit 1 Buckel, der 1 Dörnchen trägt; 2. G fr grob bekörnelt und b mit 2 Dörnchen bewehrt. — Pp: Tr d mit 1 und v mit 2 Dörnchen; Fe m mit 1 Lr aus 5 kleinen Dörnchen, außerdem m-a mit 2 Dörnchen, übrige Bewehrung des Fe, Pt, Ti und Ta siehe Abb. 27. — Be stark bewehrt: 1.—4. Tr j mit je 2—3 Dörnchen; 1. Fe außer der d und v Dornen-Lr auch l mit 1 Lr aus

8 Dornen, m jedoch kahl; 1.—4. Ti mit je 4 Lr regelmäßig stehender Sägezähne; 1.—4. Mt beborstet; Ta-G 3, 5, 4, 4.

Färbung des Kpr und der Ch, Pp und Be schmutzig dunkelbraun.

Vle.: Begong High Plains — 1 ♂ — (Typus Coll. Rwr. Nr. 1294/36).

9. Gen. *Cenefia* nov. gen.

To unmittelbar aus der Mitte des FR des Cp aufsteigend, mit starkem mn Dorn; FR des Cp stark bedornt und nicht durch 1 Qf abgesetzt. — 3. und 4. A des Sc mit je 1 mittleren Paare großer Dornen; PR des Sc und 1.—3. f Tg des Abd mit je 1 Dornen-Qr, aus der jeweils der mn Dorn besonders groß hervortritt; Opg beborstet, jedoch ohne Papillenbesatz; Stn hinten tief gegabelt. — 1. B stark bewehrt; 1. und 2. Cc klein und schwer wahrnehmbar; Ta-G 2, 4, 3, 3; Endabschnitt des 1. Ta 1- und des 2. Ta 2gl; die beiden Seitenäste der Dreizack-Kl des 3. und 4. Ta viel schwächer und < deren Mittelast.

N.Z. — 1 Art.

Diese Gattung erinnert stark an *Adaeum* (*nigri flavum* LOM., ebenfalls aus N.Z.), muß aber der Form des Stn wegen, die durchaus die für die *Triaenobuninae* charakteristische ist, zu diesen und nicht zu den *Adaeinae* gestellt werden. Die Ta-Gliederung der Be und das nicht mit Papillen besetzte Opg bedingen eine besondere Gattung der *Triaenobuninae*.

1. Spec. *Cenefia adaeiformis* nov. spec. (Abb. 28).

L des Kpr 3,5, des 1.—4. B 4,5, 9, 6,5, 8 mm.

Zu den aus Abb. 28 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To hinter dem mn Dorn mit

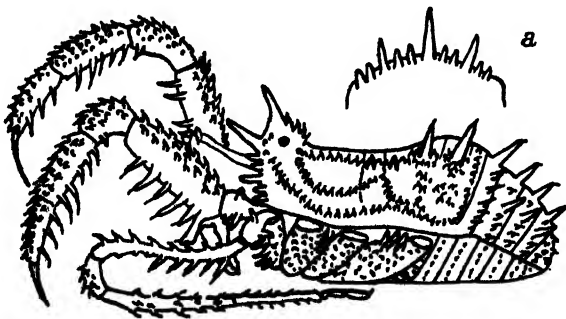


Abb. 28. *Cenefia adaeiformis* nov. gen. nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr mit beiden Ch und Pp sowie 1. linkem B; a Dorsalansicht des Cp-FR.

einigen verstreuten Papillen; der mn Dorn des FR des Cp am kräftigsten; Fläche des Cp j mit je 3 Papillen-Lr, deren beide m einander

Zu den aus Abb. 29 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To so hoch wie lang wie breit, mit 1 mn Lr aus 5 Tuberkeln; FR des Cp mit 7 Dornen bewehrt, an jeder Seitenecke des Cp-FR noch je 2 weitere Zähnnchen. — Stg mit Papillen umstellt. — Ch: 1. G d glatt; 2. G fr dicht bekörnelt. — Be: 1.—4. Tr rings mit je 4—6 Dörnchen besetzt; 1.—4. Fe bis Ti mit groben Papillen weitschichtig bestreut; Ta-G 3, 7, 4, 4.

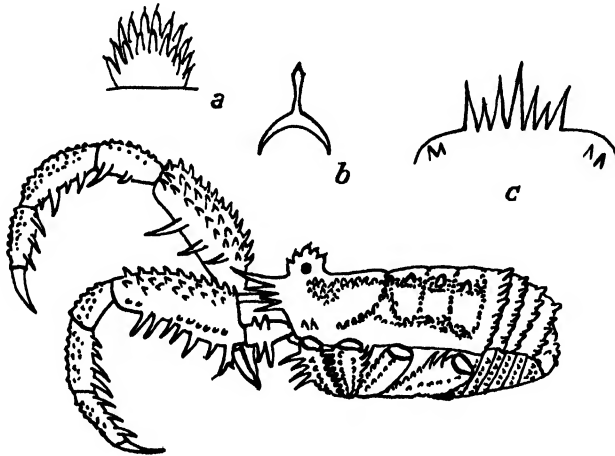


Abb. 29. *Algidia cuspidata* (Hogg) ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, mit beiden Ch und Pp; a) Opg; b) Stn; c) Dorsalansicht des Cp-FR (nach HOGGS Cotypus).

Färbung des Kpr blaß rostgelb, die Papillenreihen fast weißgelb; j des To beginnt ein schwarzbraunes Längsband, welches im Bogen, der Mediane zu konvex, bis zu den Sc-Hinterecken verläuft. — Ch und Pp blaßgelb, leicht schwarz genetzt, ihre Papillen weißgelb; Be blaßgelb, teilweise schwärzlich geringelt.

N.Z.: Staircase, Mt. Remarkables — 1 ♂ — (Typus = Cotypus HOGGS, K 22 des Brit. Mus. London, vidi).

2. Spec. *Algidia chiltoni* nov. spec. (Abb. 30).

1920, *A. cuspidata* (part.), Hogg in: Proc. Zool. Soc. London, p. 47, Tafel 3, Fig. 13 b.

(Diagnose und Zeichnung nach Cotypus HOGGS, vgl. p. 146 und Liste, p. 141, Nr. 34):

L des Kpr 3,7, des 1.—4. B 5,5, 9,7, 8,5, 11,8 mm.

Zu den aus Abb. 30 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To um die Hälfte höher als lang und breit, mit 1 mn Lr aus 5 Tuberkeln; FR des Cp mit nur 3 Dornen bewehrt und an den Seitenecken unbewehrt. — Stg von Papillen umstellt. — Ch: 1. G d glatt; 2. G fr dicht bekörnelt. — Be: 1.—4. Tr

rings mit je 4—6 Dörnchen besetzt; 1.—4. Fe bis Ti mit groben Papillen weitschichtig bestreut; Ta-G 3, 9, 4, 4.

Färbung des Kpr blaßgelb mit weißlichen Papillen, j über Cp und Sc mit einer schwärzlichen Bogenbinde. — Ch und Pp rostgelb, schwach schwarz genetzt. — Be blaßgelb, teils schwärzlich geringelt.

N.Z.: Canterbury — 1 (♂ oder ♀?) — Dr. CHILTON lg. — (Typus = Cotypus ♂ *Algidia cuspidata* HOGG, G 110, 2 des Brit. Mus. London).

N.Z.: Mt. Starve-all, bei Nelson — 1 (♀?) — (Brit. Mus. London, vidi).

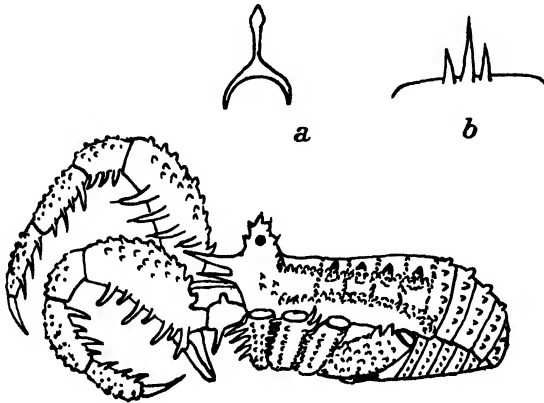


Abb. 30. *Algidia chiltoni* nov. spec. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, mit beiden Ch und Pp; a) Stn; b) Dorsalansicht des Cp-FR.

Ob das letztgenannte Tier dieser oder vorgenannter Art zugehören mag, konnte nicht durch Augenschein festgestellt werden; HOGGS Notiz über die ♀ von *A. cuspidata* macht es wahrscheinlich, es der 2. Spec. einzureihen (vgl. die Ausführungen auf p. 146 und 147). Diese Art entspricht der Fig. 13b in HOGGS Abbildungen, die aber fehlerhaft ist in Verteilung der Papillen und Tuberkel des Cp und des Sc. Besonders sind die 3 Dornen am LR des Cp nicht vorhanden und von HOGG hierher wohl irrtümlich gezeichnet; sie mögen als Enddornen der 2. Cx, die in der HOGGSchen Figur viel zu weit nach vorn gezeichnet ist, anzusehen sein. Auch zeichnet HOGG die 5 (in Wirklichkeit 4) Dornen der m Fläche des Pp-Fe völlig falsch, abgesehen von anderen kleineren Fehlern der HOGGSchen Figur 13b auf Tafel 3.

3. Spec. *Algidia akaroa* nov. spec. (Abb. 31).

L des Kpr 3, des 1.—4. B 4, 8,5, 6, 7,5 mm.

Zu den aus Abb. 31 ersichtlichen Merkmalen ist erläuternd hinzuzufügen und besonders hervorzuheben: To so hoch wie lang wie breit, mit 1 mn Lr aus nur 3 Tuberkeln; FR des Cp mit 7 Dornen bewehrt und an jeder Seitenecke mit noch je 3 weiteren Zähnchen. — Stg von Pa-

pillen umstellt. — Ch: 1. G d und 2. G fr dicht bekörnelt. — Pp: am Fe sind die 5 Dornen der m Lr von allen die größten; Pt m-a mit 2 Dornen und darüber noch mit 2 isolierten Papillen; Ti und Ta v-j mit je 3 Dörnchen und an der Ti m noch mit 2 weiteren Dörnchen. — Be wie bei voriger Art bewehrt; Ta-G 3, 6, 4, 4.

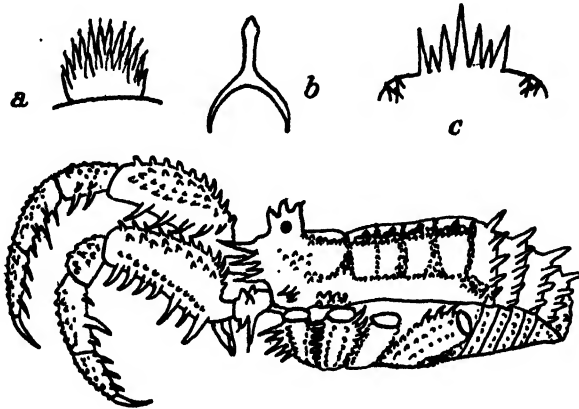


Abb. 31. *Algidia akaroa* nov. spec. ♂. Linke Seitenansicht des Kpr ohne Be, doch mit beiden Ch und Pp; a) Opg; b) Stn; c) Dorsalansicht des Cp-FR.

Färbung des Kpr blaß rostgelb, Cp und Sc j schwärzlich gestreift; Ch und Pp rostgelb; Be blaßgelb, teils schwärzlich geringelt.

N.Z.: Akaroa — 3 ♂ — (Typus Coll. RWR. Nr. 1258/23).

Nicht erwachsene, daher unbestimmbare Triaenonychidae

lagen mir noch vor:

N.Z.: Stephens Isl. — 2 pull. — T. B. SMITH lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 2612—21, part.).

N.Z.: Mt. Algidius, Rakaia Gorge — 4 pulli (*Nuncia* spec.?) — T. HALL lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 2919—29).

N.Z.: Stewart Isl. — 1 pull. — W. TRAILL lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 2939).

N.Z.: Stewart Isl., Paterson Isl., Ulva — 1 pull. — W. TRAILL lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 2948).

N.Z.: Mt. Algidius, Rakaia Gorge — 1 pull. + 1 mutil. — T. HALL lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 2930—38).

N.Z.: Timaru, Banks Garden — 2 pull. — H. C. TRIPP lg. — (Coll. HOGG — Brit. Mus. London, Nr. 1289—94, G 44).

Diese beiden jungen Tiere waren in einer Tube zusammen, beschriftet mit: 1924. III, 1. — 1289—94 — G 44 — *Triaenobunus* or *Soerensenella* — Banks Garden, Timaru, N.Z. — St. C. TRIPP — HOGG Coll. — Beide Tiere sind jung, das eine ist ein pullus der Gattung *Algidia* (Ta-G 2, 2, 3, 3), das andere ein pullus von *Nuncia* (Ta-G 1, 1, 1, 1).

Vlc.: Cockatoo — 2 pulli — HILL. lg. — (Brit. Mus. London, Nr. 2—3).

Alphabetisches Verzeichnis der besprochenen Arten und ihrer Synonyma.

(Die Synonyma sind kursiv gedruckt.)

Adaeum	175	N. sperata	151
— hewitti	175	— sublaevis	152
Adaeulum	176	Nunciella	162
— areolatum	176	— aspera	163
Akaroa	169	— cheliplus	164
— formosa	169	— frontalis	165
Algidia	181	— granulata	166
— akaroa	183	— parvula	165
— chiltoni	182	Paranuncia	155
— cuspidata	181	— ingens	155
Antongila	170	Perthacantha	160
— spinigera	170	— jugata	160
Callihamus	161	Prasma	168
— badius	161	— tuberculata	168
— inermis	162	Pristobunus	177
Calliuncus	166	— acuminatus	177
— ephippiatus	167	Psalenoba	159
— ferrugineus	167	— nunciaeformis	160
Cenefia	180	Rydrusa	171
— adaeiformis	180	— armata	171
Ceratomontia	158	Sclerobunus	153
— cheliplus	158	— brunneus	153
— wernerii	159	— parvus	154
Cyptobunus	153	— robustus	154
— cavicolus	153	Soerensenella	155
Dipristes	179	— bicornis	155
— serripus	179	Tanalaius	156
Equitius	156	— alluaudi	156
— doriae	156	Triaecumontia	156
Hedwiga	174	— alluaudi	157
— manubriata	174	— venator	157
Hendea	173	Triaenobletus	172
— hendei	173	— crassipalpus	173
Jenolanicus	154	Triaenobunus	177
— tambourineus	154	— acuminatus	177
Monoxyomma	156	Triaenomontia	158
— hendei	173	— hispida	158
— trailli	155	Triaenonyx	150
— tuberculatum	168	— cockayni	151
Nuncia	151	— dispersus	150
— aspera	163	— rapax	150
— aspersa	163	— valdiviensis	150
— opaca	152	— variegata	143
— smithi	152		

Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit.

Von

Werner Dietrich.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg a. L.)

Mit 26 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	187
II. Definition der verwendeten Begriffe	190
III. Das Gesichtsfeld von <i>Oniscus asellus</i>	192
IV. Das Verhalten der Asseln	195
1. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung	195
a) Intakt	195
b) Einseitig geblendet	201
2. Unter horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle	203
a) Intakt	204
b) Einseitig geblendet	207
3. Im Zweilichterversuch	211
a) Intakt.	211
b) Einseitig geblendet	217
4. Im Versuch mit einem Schirm	220
a) Intakt	220
b) Einseitig geblendet	222
5. Im Vierschirmversuch	223
a) Intakt	223
b) Einseitig geblendet	225
6. Im Versuch mit einer Lichtquelle und einem Schirm	227
V. Zusammenfassung	230
Literaturverzeichnis	231

I. Einleitung.

In der sinnesphysiologischen Literatur der letzten beiden Jahrzehnte trifft man überall auf das Bestreben der Autoren, die mannigfaltigen Orientierungsbewegungen der Tiere auf einen einzigen oder

wenige einfache Reaktionstypen zurückzuführen. Den konsequentesten, aber auch gewaltsamsten Versuch in dieser Richtung stellte die Tropismentheorie von J. LOEB (1899, 1911, 1922) dar, welche die gesamten, zu einer Reizquelle in Beziehung stehenden Bewegungsreaktionen der niederen Tiere in ein einziges Schema zu pressen versuchte. Es würde zu weit führen, die LOEBschen Ideen hier auseinanderzusetzen und kritisieren zu wollen; das ist an anderer Stelle bereits genügend geschehen (vgl. z. B.: v. BUDDENBROCK, 1915). Wesentlich ist folgendes: Die Evertibraten sollen sich bei ihren Orientierungsbewegungen einer Reizquelle gegenüber stets nach dem Reizmengengesetz einstellen, d. h. so, daß die Sinnesorgane beider Seiten von den gleichen Reizmengen getroffen werden. Wird diese Einstellung gestört, wird der Organismus z. B. von der Seite her durch Licht getroffen, so dreht er sich so lange, bis seine Symmetrieebene wieder mit der Richtung der Lichtstrahlen zusammenfällt, und dann bewegt er sich geradlinig auf die betreffende Lichtquelle zu bzw. von ihr weg. Nach dieser Auffassung muß es z. B. einem einäugigen Insekt unmöglich sein, eine Lichtquelle auf geradem Wege zu erreichen.

Einen beträchtlichen Fortschritt gegenüber dieser allzu primitiven Auffassung von dem Verhalten der niederen Tiere stellt die Arbeit A. KÜHNS über »Die Orientierung der Tiere im Raum« dar, die 1919 erschien. Außer der einfachen tropistischen Reaktion sollen jetzt auch kompliziertere, wie z. B. Fixierbewegungen und solche, in denen ein Erinnerungsfaktor mit hineinspielt, möglich sein. Es werden im ganzen vier Typen gerichteter Reaktionen aufgestellt:

1. Tropotaxis: Erregungssymmetrische Einstellung im Reizfelde.
2. Menotaxis: Bewegungen unter Beibehaltung einer unsymmetrischen Reizverteilung auf den Sinnesflächen (z. B. der Netzhaut).
3. Telotaxis: Fixier- oder Zielbewegungen.
4. Mnemotaxis: Orientierung nach früher empfangenen Reizen (sogenannten Engrammen).

Eine recht große Anzahl der in den letzten zehn Jahren erschienenen, die Orientierung der Tiere im Raum behandelnden Arbeiten basiert auf diesem Schema. Trotzdem aber dürfte der KÜHNSche Versuch keine endgültige Lösung darstellen. Schon aus rein logischen Erwägungen ist es meines Erachtens undenkbar, daß sich die gesamten gerichteten Bewegungen, namentlich der höheren Wirbellosen, auf vier einfache Reaktionstypen zurückführen lassen. BROCK, der neuerdings vorbildlich das Verhalten des Einsiedlerkrebses *Eupagurus* bei der Nahrungssuche usw. untersucht hat, verzichtet deshalb auch bewußt auf die An-

wendung der KÜHNschen Terminologie, ebenso wird man in dem ausgezeichneten Grundriß der vergleichenden Physiologie von v. BUDDENBROCK (1928) vergeblich danach suchen. Ganz verfehlt, um nicht zu sagen rückschrittlich, erscheint es aber, wenn in einigen neueren Arbeiten wieder das Bestreben auftaucht, die Orientierungsbewegungen hochorganisierter Evertibraten auf das einfachste Schema, das der erregungssymmetrischen Einstellungsreaktion (Tropotaxis) zurückzuführen, wie es z. B. G. JUST (1928) bei *Asterias* und A. MÜLLER (1925) bei den Landasseln versuchen. Besonders angreifbar erscheint die letzte Arbeit.

A. MÜLLER kommt, wie gesagt, auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Schlußergebnis, daß sich die Asseln im Lichtfeld stets erregungssymmetrisch einstellen. Ein Teil ihrer Resultate steht nicht im Einklang mit den Befunden früherer Autoren. So stellt nach v. BUDDENBROCK (1917) die Dunkelspur von *Oniscus asellus* eine Spirale dar, während A. MÜLLER für diese und eine Reihe anderer Isopodenarten unter denselben Bedingungen eine Gerade als Spurbild ermittelte. Weiter stimmt die theoretische Auswertung der von A. MÜLLER im Zweilichterversuch aufgefundenen Spuren nicht überein mit der Erklärung, die v. BUDDENBROCK (1922) für dieselben Bewegungsbahnen bei verschiedenen Crustaceen gibt.

v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER (1926) haben deshalb diese Arbeit A. MÜLLERS einer Kritik unterzogen. Die beiden Autoren machen darauf aufmerksam, daß die von A. MÜLLER aufgestellte Theorie in manchen Fällen im Gegensatz steht zu den von ihr selbst ermittelten Spurkurven. Besonders sollen diese Unstimmigkeiten hervortreten bei der Beurteilung des Verhaltens der Versuchstiere im Dunkeln und im Zweilichterversuch.

Meine Aufgabe war es, die Untersuchungen A. MÜLLERS über die Lichtreaktionen von Landasseln nochmals eingehend nachzuprüfen und festzustellen, in welchem Umfange die kritischen Bemerkungen von v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER zu Recht bestehen.

Die Arbeiten von BOHN (1905), v. BUDDENBROCK (1919) und BIERENS DE HAAN (1921) hatten gezeigt, daß die photonegativen Schnecken *Littorina* und *Helix* sich nach schwarzen Schirmen orientieren können. Es lag nahe zu prüfen, ob solche Reaktionen bei den im allgemeinen auch photonegativen Isopoden ebenfalls vorkommen.

Als Versuchstiere benutzte ich die Landisopoden *Oniscus asellus* L. und *Porcellio scaber* LATREILLE. Das Tiermaterial stammte zum größten Teil aus dem Garten des Marburger Zoologischen Institutes, wo es in Komposthaufen, sowie unter Steinen und Holzstücken aufgefunden

wurde. Die übrigen Tiere sammelte ich während des strengen Winters 1928/1929 in den Gewächshäusern des hiesigen Botanischen Gartens. Die Asseln wurden bei Dunkelheit in Glasgefäßen aufbewahrt, die zur Hälfte mit Erde, Steinen, Holz usw. angefüllt und mit Glasscheiben verschlossen waren. Der Inhalt der Gefäße wurde von Zeit zu Zeit erneuert.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. ALVERDES, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine ständige Anteilnahme während ihrer Ausführung zu größtem Dank verpflichtet. Auch Herrn Privatdozenten Dr. C. SCHLIEPER möchte ich an dieser Stelle meinen Dank für seine zahlreichen Ratschläge aussprechen.

II. Definition der verwendeten Begriffe.

Bevor ich zu meinen eigentlichen Untersuchungen übergehe, erscheint es mir zur Vermeidung von Irrtümern notwendig, zwei Begriffe näher zu definieren: erstens den von KÜHN (1919) geprägten und auch von A. MÜLLER in ihrer Arbeit verwandten Begriff der Tropotaxis, zweitens den hier neu auftretenden Begriff der Skototaxis.

1. Dem Begriff der Tropotaxis gebe ich die Deutung KÜHNS aus dem Jahre 1919 (S. 10): »In der Tropotaxis stellen die Tiere sich in einem Reizfelde symmetrisch so ein, daß rechte und linke Seite gleich stark von dem Reiz getroffen werden«; die reflexphysiologische Grundlage dieser Orientierungsart definiert dieser Autor (S. 13): »Die symmetrische Einstellung in einem Reizfeld ist der Ausdruck einer Erregungssymmetrie im Nervensystem und damit einer symmetrischen Anspannung der Muskulatur. Die Erregungssymmetrie kommt dadurch zustande, daß in den Sinnesorganen der rechten und der linken Seite gleich starke Erregungen entstehen, in das Nervensystem einströmen und sich das Gleichgewicht halten«. Ein Tier, bei welchem die ursprüngliche Symmetrie der Rezeptoren oder der Effektoren gestört worden ist, kann demnach nicht mehr tropotaktisch reagieren. Soweit der von A. KÜHN (1919) aufgestellte Begriff der Tropotaxis, den A. MÜLLER unverändert in ihrer 1925 erschienenen Arbeit über die Lichtreaktionen der Landasseln verwendet.

In einer neueren Veröffentlichung äußert sich A. KÜHN (1929) zu dem Begriff der Tropotaxis folgendermaßen: »Bei der tropotaktischen Orientierung stellt sich ein bilateralsymmetrischer Organismus zu einer Lichtquelle symmetrisch ein. Die Einstellung kann positiv, negativ oder transversal (Lichtrückeneinstellung) sein. Eine Reaktion wird dadurch ausgelöst, daß die Sehorgane der beiden Seiten ungleich stark

gereizt sind; das Tier dreht sich, bis die Ungleichheit beseitigt ist. Die entsprechenden Sinneszellen der beiden Seiten sind mit antagonistischen Bewegungseinrichtungen verbunden«. — Im Gegensatz zu der im Vorangehenden wiedergegebenen KÜHNSchen Definition steht die Angabe von H. MÜLLER (1924), daß der tropotaktisch reagierende Myriopode *Julus fallax* bei einseitiger Blendung im von oben her beleuchteten Versuchsfeld in gerader Richtung läuft. Trotz der Erregungsasymmetrie der Rezeptoren arbeiten die Lokomotionsorgane beider Körperhälften symmetrisch. Es ist selbstverständlich möglich, diese Reaktionsweise in Übereinstimmung mit H. MÜLLER auf Grund besonderer Reflexbögen zu erklären, aber von einer tropotaktischen Reaktion im Sinne KÜHNS kann dann keine Rede mehr sein.

2. Unter den Organismen, die sich vom Licht in ihrer Orientierung beeinflussen lassen, unterscheide ich solche mit positiver Lichtstimmung von solchen mit negativer, also photopositive und photonegative Individuen. Ist nun mit dieser Orientierung eine Bewegung zur Lichtquelle hin oder von ihr weg verbunden, so sprechen wir von positiv bzw. negativ phototaktischer Reaktionsweise. Photonegatives Verhalten kann sich aber auch noch in anderer Weise äußern: ein Tier vermag auf eine innerhalb eines beleuchteten Feldes befindliche, dunkle Stelle so zu reagieren, daß es auf sie zu läuft. Eine solche Reaktion bezeichne ich als positiv skototaktisch. Ob es das Gegenteil dazu, die negative Skototaxis, gibt, erscheint mir aus rein theoretischen Vorstellungen heraus unwahrscheinlich. Erst auf Grund des experimentellen Nachweises dieser Reaktionsform könnten wir sie neben die drei anderen stellen.

Wenn man nun sagt, ein photonegatives Tier läuft vom Licht fort ins Dunkle, so mag es auf den ersten Blick scheinen, als sei die positive Skototaxis identisch mit der negativen Phototaxis, als würde also für eine bereits bekannte Erscheinung nur wieder ein neues Wort geprägt. Das ist aber nicht der Fall; denn wenn wir von negativer Phototaxis sprechen, so soll damit nur ausgedrückt werden, daß das Tier sich nach dem Licht orientiert und durch seine negative Lichtstimmung vom Reizort weggeführt wird und so ins Dunkle kommt. Bewegt sich aber ein Tier von der Lichtquelle weg gerichtet zu einer umgrenzten, dunklen Stelle seines Gesichtsfeldes hin, so tritt neben die negative Phototaxis noch die positive Reaktion auf diese dunkle Stelle, so daß wir also hier eine Orientierung nach zwei Reizspendern, einem hellen und einem dunklen, vor uns haben. Der Zusammenhang zwischen negativer Phototaxis und positiver Skototaxis besteht eben darin, daß beide Orientierungsformen eine negative Lichtstimmung voraussetzen.

III. Das Gesichtsfeld von *Oniscus asellus*.

Nach GRENACHER (1879) sind die Augen der Isopoden als Facettenaugen anzusehen, da das Einzelauge in seinem Aufbau mit einem Ommatidium übereinstimmt. Bei *Oniscus asellus* besitzt jedes Auge 19 Ommatidien, die in vier Reihen so angeordnet sind, daß auf die beiden untersten je 6, auf die nächste 4 und die oberste 3 Einzelaugen entfallen (s. Abb. 1).

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wurde an Schnitten bestimmt. Als Fixierungsflüssigkeit diente HENNINGSche Lösung mit 5%iger Salpetersäure. In diesem Gemisch mußte ich die Objekte längere Zeit, und zwar etwa 12 Stunden, liegen lassen, damit die Kalkeinlage des Chitinpanzers aufgelöst wurde. Es erwies sich als das Geeignetesten, zunächst

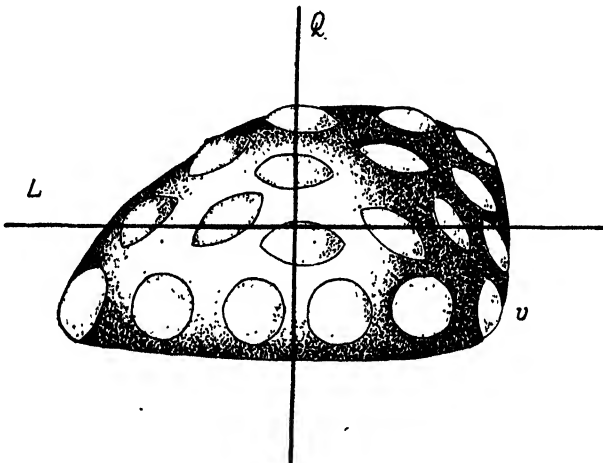


Abb. 1. *Oniscus*. Seitenansicht eines Auges. v vorn, Q Querschnittsrichtung, L Längsschnittsrichtung.

die ganzen Tiere 10 Stunden in die Lösung zu bringen, sodann die Köpfe abzutrennen und diese noch weitere zwei Stunden in dem Fixierungsmittel zu lassen. Darauf wurde etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden gewässert und über Alkohol und Xylol in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 10μ .

In Abb. 2a ist ein schematisierter Querschnitt parallel zur Linie Q der Abb. 1 durch das Auge des *Oniscus* dargestellt. Die eingetragenen Linien geben einen vertikalen Schwinkel von 125° an. Der dazu senkrechte Schnitt, Abb. 2b, parallel zur Linie L der Abb. 1, zeigt, daß die Achse des hintersten Ommatidiums mit der Medianebene des Kopfes einen Winkel von 160° bildet. Wie aus Abb. 3 hervorgeht, ist die Kopfachse *Kpa*, d. h. eine in der Kopfmedianen verlaufende Parallele zur Kopfbasis, nicht die Verlängerung der Körperachse *Kra*, da der Kopf in bezug auf den übrigen Körper um etwa 25° geneigt ist. Diese Schräg-

stellung des Kopfes ermöglicht es dem Tier, auch vor ihm liegende Objekte wahrzunehmen; bildete die Kopfbasis die Verlängerung der Körper-

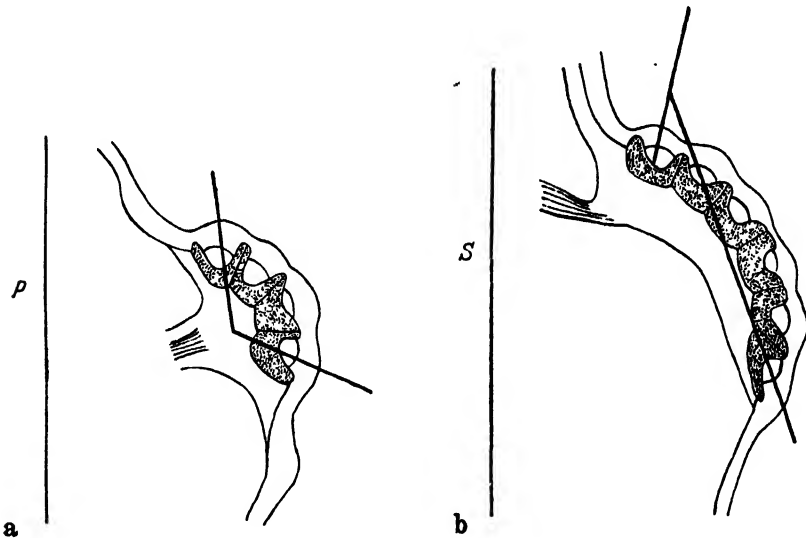


Abb. 2. *Oniscus*. a Querschnitt durch das Auge. *P* eine in der Paramedianen (= Parallelebene zur Medianen) des Kopfes vertikal verlaufende Gerade. b Längsschnitt durch das Auge. *S* Senkrechte auf *P*.

basis, dann würden die vorderen Ocellen schräg nach oben blicken, so aber sind sie entsprechend nach vorn gerichtet. Während das hintere

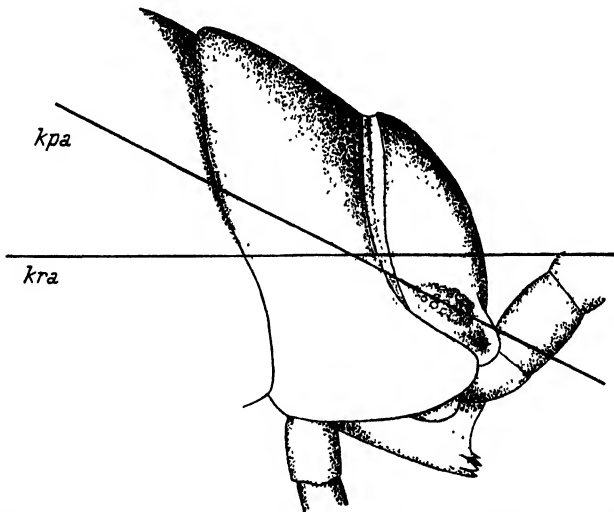


Abb. 3. *Oniscus*. Vorderer Körpertell von der Seite. *Kpa* Kopfachse, *Kra* Körperachse.

Ommatidium nach wie vor einen Winkel von 160° mit der Kopfmedianen bildet, verändert sich der vordere Sehbereich recht wesentlich.

Da die nach vorn gerichteten Ommatidien auch noch nach oben und zur Kopfmedianen geneigt sind, läßt sich an einem einzigen Schnitt nicht der ganze Gesichtswinkel in der Horizontalen feststellen, jedoch kann man aus einer Reihe von Schnitten bestimmen, daß das vorderste Einzelauge um einen Winkel von etwa 15° nach der Medianebene zu geneigt ist, so daß das Blickfeld auf jeder Seite annähernd 75° , im ganzen also ungefähr 320° umfaßt. Abb. 4 gibt ein Bild des gesamten Gesichtsfeldes von *Oniscus* in der Vertikalen und in der Horizontalen.

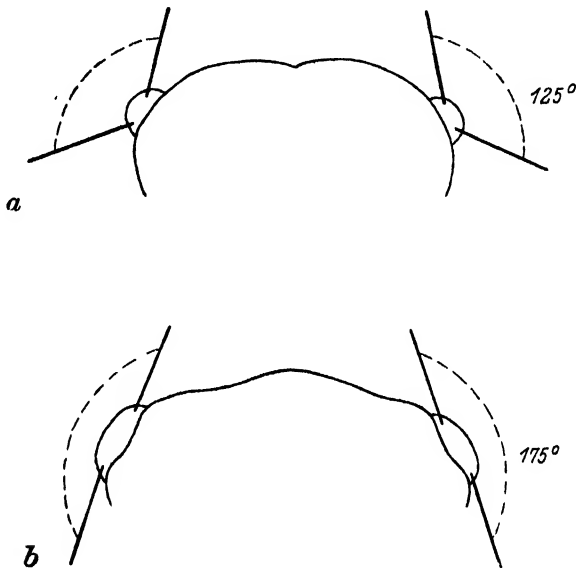


Abb. 4. *Oniscus*. Gesichtsfeld bei Berücksichtigung der Blickrichtung sämtlicher Ocellen, a in der Vertikalen, b in der Horizontalen.

Bei der Beurteilung der angegebenen Winkelwerte ist zu beachten, daß die Schenkel von denjenigen Strahlen gebildet werden, die in der Mitte der Cornea in senkrechter Richtung auffallen und dadurch ungebogen durch den Kristallkegel gehen. Es dürften aber auch noch solche Strahlen wirksam sein, die parallel zur Achse bzw. ein wenig schräg einfallen. Die Sehwinkel sind wahrscheinlich also in Wirklichkeit noch etwas größer, als es hier angegeben ist.

A. MÜLLER hat derartige genaue Bestimmungen des Gesichtsfeldes nicht vorgenommen. Aus ihrer Deutung der Versuchsergebnisse geht hervor, daß sie mit einem horizontalen Gesichtsfeld von nur 180° rechnet, eine Voraussetzung, die, wir hier gezeigt wurde, unrichtig ist und schuld an einem Teil ihrer Fehlschlüsse ist.

IV. Das Verhalten der Asseln.

1. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung.

a) Intakte Tiere.

Über das Verhalten von Landasseln im Dunkeln liegen bisher zwei einander widersprechende Angaben vor. Während v. BUDDENBROCK (1917, 1928) an *Oniscus asellus* fand, daß sich Isopoden im Dunkeln auf einer Spiralbahn fortbewegten, stellte A. MÜLLER (1925) an *Armadillidium cinereum*, *Cylisticus convexus*, *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber* und *Trichoniscus ripuarius* fest, daß die von ihnen auf dem Rußpapier hinterlassenen Spuren immer nur Gerade darstellten. Es erschien daher wünschenswert, den Weg, den Asseln im Dunkeln zurücklegen, nochmals zu untersuchen; zu diesen Experimenten verwandte ich *Oniscus*.

Um die Bewegungen der Tiere beobachten zu können, benutzte ich eine Rubinglaslampe, die für die Asseln keinen nachweisbaren Helligkeitswert besaß. Das Versuchsfeld bestand aus einem 70 × 100 cm großen, hellbraunen Pappkarton, der glatt auf eine Tischplatte aufgelegt war. Die Isopoden wurden vor jedem Einzelversuch für einige Zeit unter eine mit schwarzem Papier lichtdicht verklebte, runde Schale mit einem Durchmesser von 5 cm gebracht. Da die Verletzung irgendeines Organes, wie z. B. der Fühler oder Extremitäten, das Versuchsergebnis unter Umständen hätte verändern können, wurden die Tiere vor und nach jeder Versuchsreihe sorgfältig unter dem Binokular untersucht und alle Resultate ausgeschaltet, die an einem beschädigten Versuchsobjekt erzielt worden waren. Um die Spur, die der *Oniscus* auf dem Karton beschrieb, festzuhalten, benutzte ich anfangs die sonst übliche Rußpapiermethode; doch da sich der Ruß häufig an den Beinhaaren ansammelte, sah ich mich nach einem geeigneteren Verfahren um, denn möglicherweise war der Ruß imstande, die Art der Fortbewegung irgendwie zu beeinflussen. Ich verfuhr deshalb späterhin so, daß ich mit einem langen, weichen Bleistift die Spur hinter dem Tier nachzog, jedoch blieb stets zwischen Tier und Bleistift ein Mindestabstand von 5 cm; auf diese Weise konnte die Assel durch den ihr nachfolgenden Stift nicht irritiert werden. Zur Kontrolle wurde von Zeit zu Zeit mit der Rußpapiermethode gearbeitet, damit nicht der Einwand erhoben werden kann, daß der Unterschied zwischen meinen Versuchsergebnissen und denen der früheren Autoren auf die angewandte Methode zurückzuführen sei. Ich fand jedoch, daß sich bei der Anwendung beider Verfahren die Spuren nicht voneinander unterschieden. Nach beendeten Versuchen wurden jedesmal die Spurbilder mittels des Pantographen um $\frac{1}{4}$ verkleinert zu Protokoll gebracht.

Auf Grund meiner Untersuchungen stellte sich heraus, daß sowohl die Angaben v. BUDDENBROCKS wie auch die A. MÜLLERS insofern zu Recht bestehen, als die Asseln bei Lichtabschluß in gleicher Weise auf Geraden und Spiralen laufen (s. Abb. 5, 6 und 7). Prüfen wir die Dunkelspuren ein und desselben Tieres, so finden wir, daß es nicht etwa stets nur geradlinige oder nur nach derselben Seite gebogene Spuren hinterließ, sondern die Spurbilder eines *Oniscus* konnten die größte Mannigfaltigkeit aufweisen. Zum Beispiel ist bei dem durch Abb. 7 wiedergegebenen Versuch, der etwa $1\frac{1}{2}$ Stunde in Anspruch nahm, in Spur 1

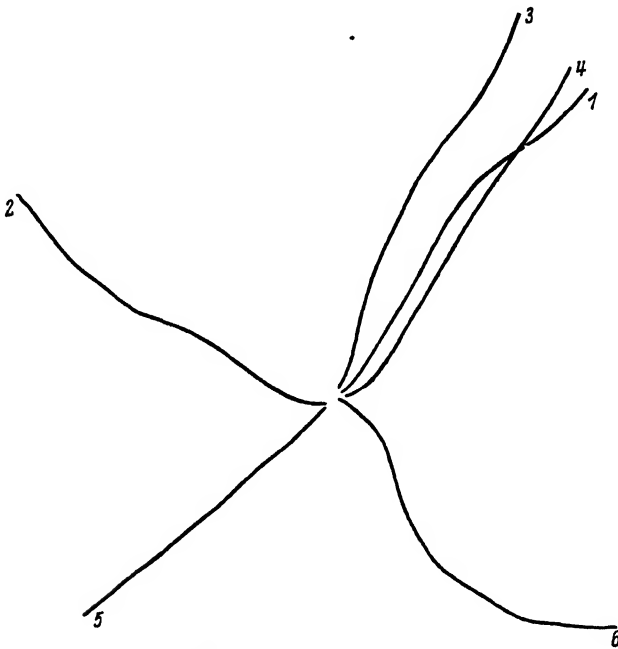


Abb. 5. *Oniscus*. Dunkelspur.

und 2 eine Neigung nach links vorhanden; bei 3 bewegte sich das Tier zunächst auf einer Spiralbahn nach rechts, um jedoch zum Schluß wieder nach links abzuweichen. Spur 4 zeigt ausschließlich eine Tendenz nach links, die bei 5 anfangs noch schärfer zum Ausdruck kommt, dann aber läuft das Tier in der zweiten Hälfte seiner Bahn geradlinig, und schließlich in 6 wird die bisher vorherrschende Linkstendenz durch eine sehr ausgesprochene Rechtstendenz abgelöst. Während wir hier schon innerhalb einer einzigen Versuchsreihe einen Wechsel zwischen geraden Bahnen und sowohl nach rechts wie nach links gewandten Bögen erkennen, war sonst im allgemeinen eine größere Anzahl von Versuchen

nötig, um zu zeigen, daß die einzelnen Asseln keineswegs starr nach einem bestimmten Schema laufen. Dabei war häufig zu beobachten, daß ein Versuchstier beispielsweise an einem Tage eine eindeutige Tendenz zur einen Seite besaß, an einem anderen Tage ausschließlich Spiralbewegungen zur entgegengesetzten Seite beschrieb, während es bei der dritten Untersuchung sich ungefähr auf geraden Bahnen fortbewegte. Derartige Ergebnisse zeigen, daß die Bewegungsweise sich leicht ändert; gleichzeitig aber lehren sie, wie wesentlich bei den Untersuchungen das wiederholte Beobachten ein und desselben Individuums ist.

Worauf ist ein solcher Wechsel im Verhalten der einzelnen Tiere zurückzuführen? Zur Erklärung ihrer Befunde, daß die Asseln sich im Dunkeln geradlinig fortbewegen, nimmt A. MÜLLER an, diese Lokomotionsart resultiere aus der gleichmäßigen Hebelwirkung der nahe der Körpermitte ansetzenden Beine. Unerklärt bleibt dann aber die Möglichkeit einer Abweichung nach rechts oder links. Nach v. BUDDENBROCK soll die von ihm gefundene Spiralbahn einerseits bedingt sein durch das Fehlen einer optischen Orientierungsmöglichkeit und andererseits durch eine asymmetrische Ausbildung der Bewegungsorgane beider Körperseiten. Nimmt man nun an, es sei bei den einzelnen Individuen die Asymmetrie in verschiedenem Maße entwickelt, so würde sich hieraus ergeben: je stärker die Asymmetrie in der Ausbildung der Beine ist, um so gekrümmter muß die Bahn sein, und je geringer der Unterschied zwischen den beiden Körperseiten, um so ähnlicher wird die Fortbewegung einer Geraden werden. Jedoch setzt diese Anschauung voraus, daß jedes Einzeltier immer nur auf ein und dieselbe Weise im Dunkeln sich fortbewegt. Da aber nach meinen Versuchsergebnissen bei demselben Tier nicht nur der Grad der Abweichung, sondern auch der Drehsinn wechselt, oder die Spiralbewegung einer geradlinigen

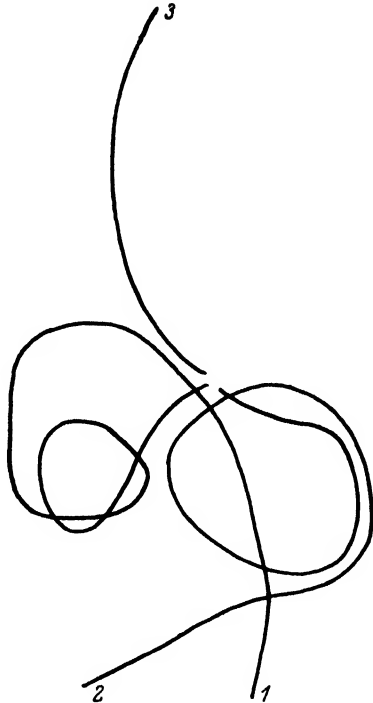


Abb. 6. *Oniscus*. Dunkelspur.

Körperseiten. Nimmt man nun an, es sei bei den einzelnen Individuen die Asymmetrie in verschiedenem Maße entwickelt, so würde sich hieraus ergeben: je stärker die Asymmetrie in der Ausbildung der Beine ist, um so gekrümmter muß die Bahn sein, und je geringer der Unterschied zwischen den beiden Körperseiten, um so ähnlicher wird die Fortbewegung einer Geraden werden. Jedoch setzt diese Anschauung voraus, daß jedes Einzeltier immer nur auf ein und dieselbe Weise im Dunkeln sich fortbewegt. Da aber nach meinen Versuchsergebnissen bei demselben Tier nicht nur der Grad der Abweichung, sondern auch der Drehsinn wechselt, oder die Spiralbewegung einer geradlinigen

Lokomotion Platz machen kann, so ist die Annahme einer Asymmetrie der Bewegungsorgane nicht mehr ausreichend.

Um festzustellen, in welchem Umfange eine Asymmetrie der Beine auf das Aussehen der Spur von Einfluß ist, wurden einigen Asseln an einer Körperseite zwei oder drei Beine vollständig entfernt. Wäre die Ausbildung des Lokomotionsapparats die Ursache für die verschiedene Gestaltung der Bahn, so müßten die Tiere jetzt jetzt dauernd nur zur operierten Seite Kreise beschreiben, da durch die Amputation eine sehr weitgehende Asymmetrie der beiderseitigen Bewegungsorgane herbeigeführt worden ist. Solches Verhalten ermittelte A. MÜLLER bei der-

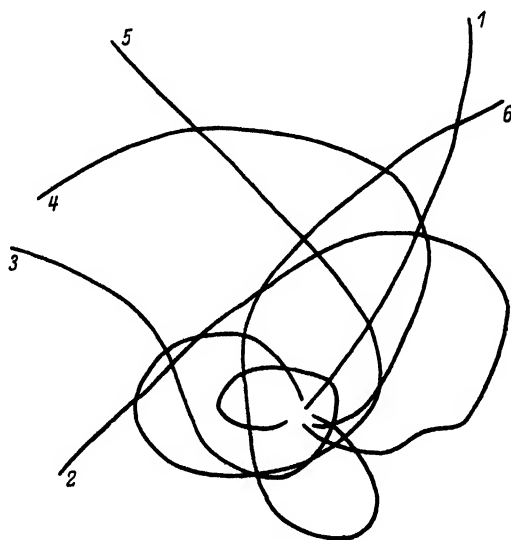


Abb. 7. *Oniscus*. Dunkelspur.

artig verletzten Tieren, und die Autorin sieht darin einen Beweis für ihre Erklärung der geradlinigen Lokomotion intakter Isopoden im Dunkeln; denn nun wäre die Hebelwirkung der Beine auf beiden Seiten verschieden, woraus natürlich ein gleichmäßig gekrümmter Bogen als Spurbild resultieren müßte. Bei meinen Versuchen ergab sich jedoch ein ganz anderes Bild, da außer den zur operierten Seite auftretenden Kreisen auch solche zur intakten Seite ausgeführt wurden, und zwischen diesen beiden Grenzfällen alle möglichen Zwischenstufen, einschließlich gerader Linien, auftraten; eine bestimmte Seite wurde keineswegs bevorzugt. Hieraus ergibt sich, daß eine natürliche bzw. künstlich herbeigeführte Asymmetrie in den Bewegungsorganen beider Seiten die Lokomotion nicht beeinflußt, sondern es muß für die Abweichungen von der Geraden ein anderer Faktor verantwortlich sein. Bei Ausschaltung

jeglicher äußerer Reize kann hierfür nur das Zentralnervensystem in Betracht kommen, indem die asymmetrische Lokomotion bestimmt wird durch asymmetrische Erregungen der beiden Körperseiten. Je größer die Differenz zwischen den Impulsen, welche der rechten und linken Beinreihe zufließen, um so mehr krümmt sich die Bahn nach der jeweils schwächer erregten Seite, und je geringer der Unterschied, um so geradliniger bewegt sich das Tier fort. Der beständige Wechsel der von ein und demselben Tier herrührenden Spuren kann also nicht auf morphologischer, sondern nur auf nervenphysiologischer Grundlage erklärt werden.

Es erhob sich nun die Frage, ob diese asymmetrischen Erregungen durch Helligkeit als solche aufgehoben werden können. Zu diesem Zweck wurde das Versuchsfeld durch eine Lampe von 40 bzw. 200 Watt beleuchtet, die sich in einer Höhe von 50 cm über dem Mittelpunkt befand. Um jede Orientierungsmöglichkeit nach anderen Punkten als der gebotenen Lichtquelle zu vermeiden, war bei diesen wie auch bei allen später zu besprechenden phototaktischen Versuchen der Tisch mit einer 15 cm hohen, schwarzen Wand umgeben.

Das Ergebnis war bei beiden angewandten Lichtintensitäten dasselbe wie bei der zuvor benutzten schwachen roten Lampe. Auch hier traten Gerade, Bogen, Spiralen u. ä. als Spurbilder auf; mithin ist Helligkeit als solche, sofern sie nur dem Tier keine Orientierungsmöglichkeit bietet, nicht imstande, eine gerichtete Lokomotion hervorzurufen (s. Abb. 8).

Auch diese Resultate weichen erheblich von denen ab, die A. MÜLLER bei ihren Versuchen erzielte. Sie ermittelte bei Oberbeleuchtung stets eine geradlinige Fortbewegung, gleichgültig, ob die Versuchsobjekte intakt oder durch das Fehlen eines oder mehrerer Beine beschädigt waren; während also ihre normalen Tiere im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung auf gerader Bahn liefen, sollen sich die verletzten Individuen im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung ganz verschieden verhalten. Bei meinen Untersuchungen dagegen zeigten sowohl intakte als auch verletzte Exemplare bei Oberbeleuchtung dasselbe Verhalten wie bei Lichtabschluß.

Die geraden Bewegungsbahnen sowohl der intakten als auch der geschädigten Versuchsobjekte erklärt A. MÜLLER durch Tropotaxis: das Tier muß sich geradlinig fortbewegen, da beide Rezeptoren eine gleich große Reizmenge aufnehmen und daher beide Körperseiten gleichmäßig erregt werden. An und für sich läßt sich natürlich eine solche Lokomotion der unversehrten Isopoden sehr wohl durch die An-

nahme einer erregungssymmetrischen Einstellung erklären, jedoch wäre es wie bei den Dunkelspuren ebenso gut möglich gewesen, die gerade gestreckte Bahn durch eine »gleichmäßige Hebelwirkung« der Extremitäten zu begründen. Zu den Lokomotionen der geschädigten Tiere bemerken schon v. BUDEBBROCK und SCHLIEPER (1926), daß der Begriff der Tropotaxis nach KÜHN (1919) keineswegs nur eine Gleichheit der sensorischen Erregung verlangt, sondern genau so gut eine Gleichheit der beiderseitigen Effektoren. Der gesamte Apparat muß eben symmetrisch sein. Eine geradlinige Fortbewegung im Hellen von seiten

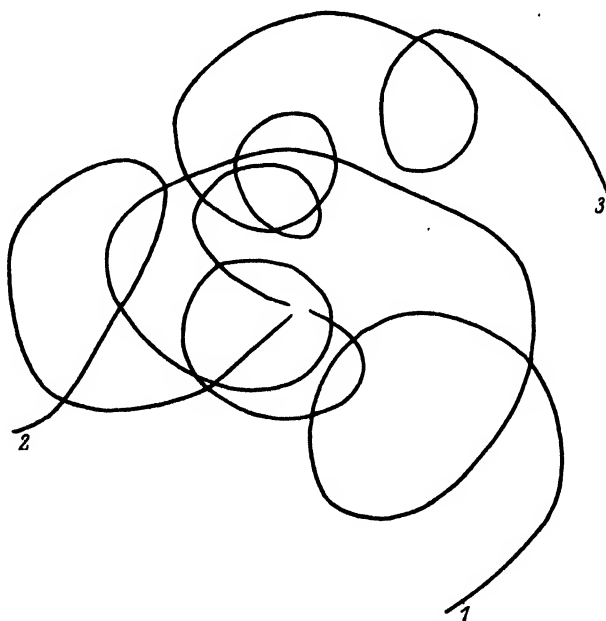


Abb. 8. *Oniscus*. Spur bei Oberbeleuchtung.

solcher Tiere, deren lokomotorischer Apparat asymmetrisch ist, könne nicht durch Tropotaxis erklärt werden, sondern bewiese gerade das Gegenteil. Daraus ergibt sich, daß die von A. MÜLLER bei Oberbeleuchtung gefundene Lokomotionsart intakter Asseln nicht als eine tropotaktische Reaktion anzusehen ist, sondern als ein Vorgang, der auf dieselbe Art zustande kommt wie im Dunkeln. Diese Folgerung stimmt mit meinen Beobachtungen überein, da das Verhalten meiner Versuchstiere im Dunkeln identisch war mit dem bei Lichteinfall von oben. Eine Lichttonuswirkung kommt bei meinen Versuchen noch weit weniger als bei denen A. MÜLLERS als Erklärung in Betracht, da noch nicht einmal die dazu unbedingt notwendige, gerade Lokomotion ein-

gehalten wurde. Die von mir beobachteten verschiedenen Bewegungstypen sind auch bei Oberbeleuchtung auf rein zentral bedingte, asymmetrische Erregungen beider Körperseiten zurückzuführen, die im Hellen genau so wie im Dunkeln veränderlich sind.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Nach A. MÜLLER soll eine Blendkappe auf die Assel einen Reiz in der Art ausüben, daß sie im Dunkeln Kreise zur ungeblendeten Seite

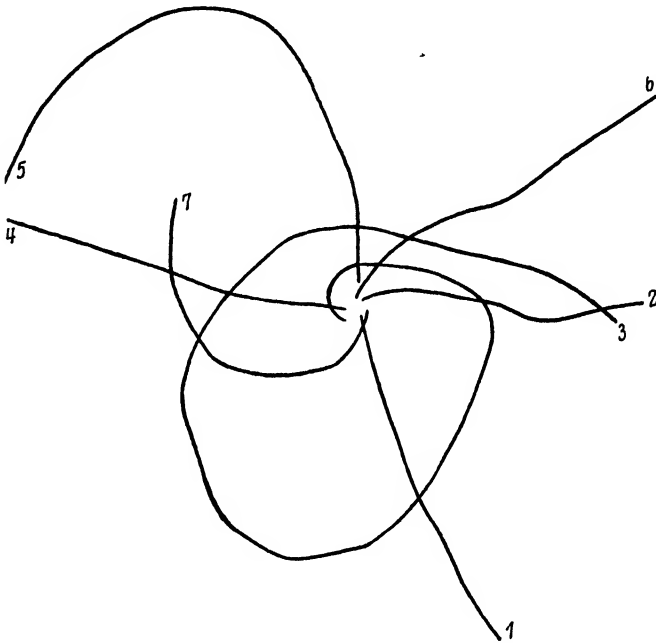


Abb. 9. *Oniscus*, rechts geblindet: Dunkelspur.

hin beschreibt. H. MÜLLER (1924) dagegen fand bei dem Myriopoden *Julus* keine durch die Blendung hervorgerufene Veränderung der sonst geradlinigen Lokomotion.

Die Blendung meiner der Gattung *Oniscus* angehörenden Versuchstiere führte ich nach den Angaben der beiden erwähnten Autoren unter dem Binokular mit Asphaltlack aus.

Auch diesmal waren meine Ergebnisse nicht mit denen von A. MÜLLER in Einklang zu bringen, da bei meinen Versuchen keine Auswirkungen eines Blendereizes zu beobachten waren, die geblendeten Tiere sich vielmehr genau so wie die intakten verhielten. Falls überhaupt ein Blendereiz vorliegen sollte, führte er auf jeden Fall bei der

Lokomotion nicht zur Bevorzugung irgendeiner Seite. So zeigt z. B. Abb. 9 das Spurbild eines rechts geblendeten *Oniscus*, der im Dunkeln teils nach rechts (Spur 3 und 7), teils nach links (Spur 5) abwich und zuweilen gerade Bahnen (Spur 1, 4 und 6) zurücklegte.

Setzen wir ein einseitig geblendetes Tier in das von oben her beleuchtete Versuchsfeld, so kann man auch hier wieder keine Änderungen in der Lokomotion feststellen. Ohne Bevorzugung einer Körperseite

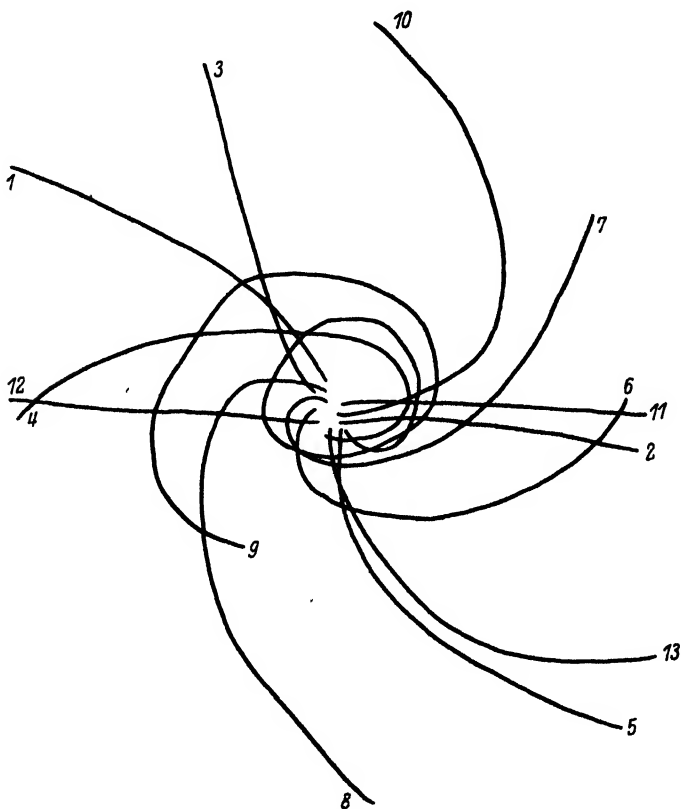


Abb. 10. *Oniscus*, rechts geblindet: Spur bei Oberbeleuchtung.

konnte ein und dasselbe Tier zur geblendeten wie auch zur ungeblendeten Seite von der geraden Bahn abweichen. Diese Ergebnisse sind gewonnen zum Teil aus Beobachtungen an demselben Individuum während mehrerer Tage, zum Teil stammen sie aus einem einzigen Versuch. Abb. 10 stellt die Spuren eines photonegativen *Oniscus* dar, der im allgemeinen zur sehenden Seite hin abwich, daneben aber auch einmal eine Kreisbewegung mit demselben Richtungssinn (Anfang von Spur 9) und zuweilen gerade Bahnen (Spur 3 und 12) zurücklegte. — Im Gegensatz

zu diesen Resultaten stehen die Untersuchungen von A. MÜLLER, die beim einseitig geblendeten, photonegativen Isopoden im Hellen eine Kreisbewegung zur geblendeten, beim photopositiven zur sehenden Seite hin ergaben. Als Erklärung führt sie die Lichttonuswirkung an. Ausnahmefälle bilden ihrer Meinung nach Interferenzerscheinungen zwischen Blend- und Lichtreiz, so daß z. B. bei einer Geraden sich die beiden Reize die Wage halten würden. Eine solche Einwirkung von zwei Faktoren als Erklärung meiner Befunde an einseitig geblendeten Tieren bei Oberbeleuchtung heranzuziehen, ist deshalb unmöglich, weil einmal schon das intakte Tier keine Reaktion auf das von oben her einfallende Licht zeigte und weil andererseits nach den Beobachtungen im Dunkeln ein Blendreiz nicht nachweisbar war. Berücksichtigt man aber, daß sowohl der intakte *Oniscus* im Hellen als auch der einseitig geblendete im Dunkeln während seiner Fortbewegung zentral bedingten, asymmetrischen Erregungen unterliegt, so muß auch derselbe Faktor die Lokomotion des einseitig geblendeten Tieres bei Oberbeleuchtung beeinflussen.

2. Unter horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle.

Wenn auch die Isopoden bei den Lichtuntersuchungen im allgemeinen negativ reagieren sollen, so finden wir doch bei einigen Autoren Angaben, aus denen hervorgeht, daß das Verhalten dem Licht gegenüber durchaus nicht ausnahmslos das gleiche bleibt. So gibt beispielsweise ABBOT (1918) an, daß einige seiner Versuchsobjekte positiv reagierten. Während er ein positives Verhalten bei *Porcellio* auf Trockenheit bzw. längeren Aufenthalt im Hellen zurückführen konnte, gelang es ihm nicht, den Faktor zu ermitteln, der bei *Oniscus* eine Positivierung hervorzurufen vermochte. Auch A. MÜLLER erwähnt positive Tiere der Arten *Armadillidium*, *Cylisticus*, *Oniscus*, *Porcellio* und *Trichoniscus*. Nach ihren Angaben soll auch *Armadillidium* bei längerer Belichtung zur positiven Lichtstimmung übergehen.

Bei meinen Versuchen mit *Oniscus* konnte ich ebenfalls beobachten, daß ein zunächst photonegatives Tier plötzlich positiv wurde (z. B. Abb. 16). Diese Umstellung der Lichtstimmung konnte durch einen längeren Aufenthalt im Hellen experimentell nicht herbeigeführt werden. Andererseits verhielt eine Anzahl von Tieren sich stets positiv, obwohl sie unter denselben Bedingungen gehalten wurden wie die photonegativen Tiere. Auch durch Sauerstoffmangel, der herbeigeführt wurde durch Einleitung von Kohlensäure in ein Gefäß, in dem sich die Tiere aufhielten, wie auch durch Änderung des Feuchtigkeitsgrades ließ sich

der Sinn der Phototaxis nicht beeinflussen; ebensowenig spielten eine bevorstehende oder soeben überstandene Häutung oder Hunger eine Rolle.

a) Intakte Tiere.

Während die bisher geschilderten Lichtversuche bei Oberbeleuchtung stattgefunden hatten, wurde die Lampe jetzt in Höhe des Ver-

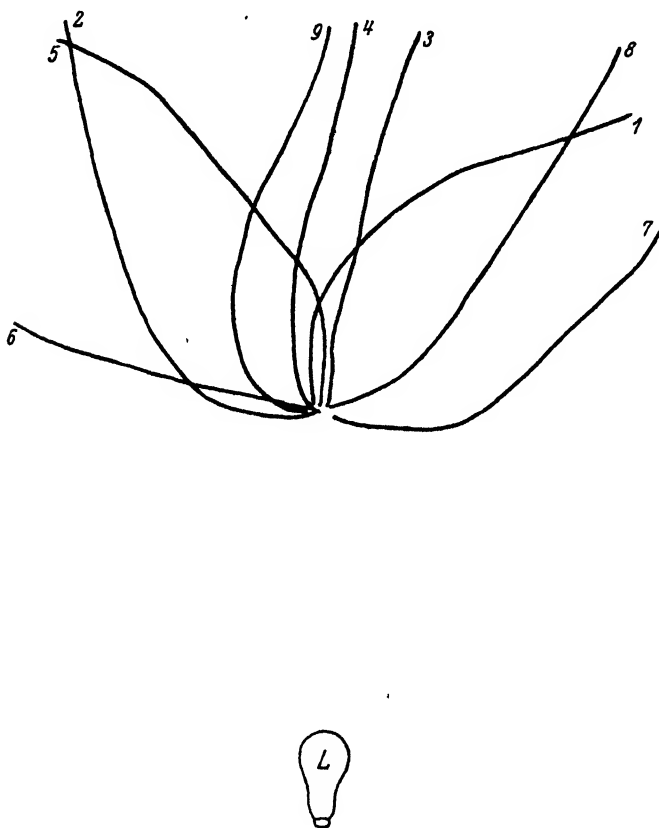


Abb. 11. *Oniscus*, photonegativ: bei horizontalem Licht.

suchsfeldes angebracht, so daß den Asseln dadurch die Möglichkeit gegeben wurde, sich optisch zu orientieren. Die Entfernung der Reizquelle vom Startpunkt betrug 45 cm.

Man hätte erwarten sollen, ein photonegatives Tier würde immer so von der Reizquelle fortlaufen, daß das Licht genau hinter ihm läge, allein wie wir z. B. aus Abb. 11 ersehen, konnten die Tiere auch Richtungen einschlagen, die mit dem erwarteten Weg einen mehr oder weniger großen, bis zu 90° betragenden Winkel, den Startwinkel,

bildeten. (Vgl. auch ABBOT, Fig. 5, S. 204). Die Stellung der Assel im Augenblick des Startes war für die sodann durchlaufene Spur bedeutungslos. Wenn z. B. die rechte Seite vom Licht getroffen wurde, so konnte das Tier ebenso gut eine Wendung nach links wie nach rechts ausführen, oder aber diese Stellung zum Licht bei der dann einsetzenden Lokomotion beibehalten. Aus den Spuren 2 und 7 (Abb. 11) kann man ferner erkennen, daß das Tier an der einmal eingeschlagenen Richtung nicht unbedingt festhalten mußte, sondern daß es sie auch ändern konnte. In den meisten Fällen bestand ein derartiger Richtungswechsel in einer Korrektur der Einstellung zur Reizquelle und war am häufigsten bei großem Startwinkel zu beobachten. Aber nicht alle bei diesen Versuchen auftretenden Bögen weisen eine so klare Beziehung zur Lichtquelle auf, sondern sie können offenbar auch durch sonstige, von ihr unabhängige Impulse hervorgerufen werden (Abb. 11, Spur 1, 5 und 9). Die Spurkurve einer solchen Assel wird also durchaus nicht immer von der Lage der Lichtquelle bestimmt, sondern sie kann auch durch innere, mit der augenblicklichen Reizsituation nicht in unmittelbarer Beziehung stehende Impulse beeinflußt werden.

A. MÜLLER gibt in ihrer Arbeit an, photonegative Asseln stellten sich bei horizontalem Lichteinfall stets so ein, daß sie die Lampe hinter sich hätten. Bei der Erklärung dieser Reaktion übernimmt sie den von H. MÜLLER (1924) für das Verhalten des *Julus* geprägten Begriff des Indifferenzfeldes, d. h. auch die Isopoden befinden sich nach ihrer Meinung bei dieser Orientierung zum Licht in einem indifferenten Zustand. Da die Fortbewegung geradlinig vom Licht wegführe, soll kein Lichtreiz das Auge treffen können, bei der geringsten Drehung des Kopfes aber fiele das Licht in den einen Receptor und dadurch soll eine Wendung zur ungereizten Seite hervorgerufen werden. Diese Deutung trifft aber nicht bei allen der von der Autorin wiedergegebenen Spurbildern zu. In einem Versuch, Abb. 6a, S. 123, wurde das Tier z. B. anfänglich von hinten, dann von vorn beleuchtet. Den Weg, den das Tier auf Grund des zuletzt einwirkenden Reizes einschlug, bildete mit der Richtung der Lichtstrahlen einen Winkel von 135° bzw. 150° . Berücksichtigt man, daß die Achse des hintersten Ommatidium mit der Medianebene des Kopfes einen Winkel von 160° bildet, so mußte in dieser Lage das eine Auge vom Licht getroffen werden, während das andere völlig ungereizt war. Theoretisch müßte nach A. MÜLLER dieser Isopode infolgedessen eine Wendung zur ungereizten Seite ausführen, doch trat diese Reaktion in Wirklichkeit nicht ein, vielmehr bewegte sich das Tier in diesem durchaus nicht reizlosen Zustand weiter.

Ähnliche Abweichungen von jener Richtung, deren Startwinkel gleich Null ist, fand HERTER bei verschiedenen Fisch- und Entenegeln (1929) und bei *Nereis* (1926). Die Reaktionen der Egel führt der Autor auf Photophobie zurück, zu deren Erklärung die zahlreichen zwischen den einzelnen Schritten ausgeführten Suchbewegungen herangezogen werden. Bei *Nereis* soll es sich um Phototropotaxis handeln, die durch die verschiedene Wirkungsweise der vorderen und hinteren Augen ausgelöst wird.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Asseln? Nach den Ausführungen von HERTER soll sowohl bei negativer Phototropotaxis als auch bei Photophobie Reizung eines Auges ein Abweichen zur ungereizten Seite zur Folge haben, und zwar bei der Tropotaxis zur Herstellung des Erregungsgleichgewichts, bei phobischer Reaktion zum Aufsuchen geringerer Lichtintensität. Gemäß der von mir protokollierten Spuren läuft *Oniscus* häufig so von der Reizquelle weg, daß ein Teil des Auges, bei einem Startwinkel von 90° sogar fast das ganze Auge vom Licht getroffen wird. Die nach A. MÜLLER zu erwartende Wendung zur anderen Seite fand aber nicht statt. Wie ich schon oben an einem Beispiel aus der Arbeit dieser Autorin ausführte, ist eine derartige Lokomotion nicht mit der Annahme eines Indifferenzfeldes und damit auch nicht mit der Tropotaxislehre zu vereinbaren. Daß sie auch nicht mit phobischem Verhalten in Einklang zu bringen ist, geht aus den Angaben HERTERS hervor, auch müßten dabei gemäß der Versuchs- und Irrtumsmethode Pendelbewegungen des die Rezeptoren tragenden Kopfes zu beobachten gewesen sein. Da solche aber keineswegs auftraten, muß es sich um eine gerichtete Bewegung handeln, wie man auch aus dem ganzen Gebaren des Tieres schließen kann. Bei gerichteten Bewegungen unterscheidet KÜHN, abgesehen von Mnemotaxis, wie oben erwähnt, Tropotaxis, Telotaxis und Menotaxis. Fragen wir uns, ob die Reaktionen unserer Asseln sich in eines dieser Schemata einordnen lassen. Daß sie durch Tropotaxis nicht zu erklären sind, war bereits oben ausführlich bewiesen. Aber auch eine telotaktische Orientierung liegt hier nicht vor, da das Tier überhaupt kein bestimmtes Ziel vor sich haben konnte. Ebenso findet das Verhalten durch Menotaxis keine genügende Erklärung, da die Winkel, die mit den einfallenden Lichtstrahlen gebildet wurden, nicht konstant sind. Wir sehen also, daß keine der von KÜHN aufgestellten Reaktionstypen diese Bewegungsvorgänge hinreichend erklären kann. Daher können wir in diesem Fall nur sagen, daß auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen vorliegen. Durch seine negative Lichtstimmung wird *Oniscus* veranlaßt, vom

Reizort wegzulaufen, ohne daß der Reiz ihn zum Einhalten eines genau bestimmten Weges zu zwingen vermag.

Entgegen dem negativen *Oniscus* zeigten die photopositiven Tiere ein viel einheitlicheres Verhalten, indem sie in gerader Richtung auf die Lichtquelle zuliefen (Abb. 12). A. MÜLLER, deren positive Versuchstiere in eben derselben Weise sich verhielten, sieht diese Beibehaltung der geraden Richtung als einen Beweis für Tropotaxis an: das Tier stellt sich so ein, daß beiden Rezeptoren eine gleich große Reizmenge zukommt. Andererseits kann man aber meines Erachtens in diesem Verhalten eine zielgerichtete Bewegung sehen, die ebenfalls eine geradlinige Lokomotion zur Folge hat. Gegen Tropotaxis spricht die Bewegung der intakten und einseitig geblendeten Tiere bei Oberbeleuchtung, wo sie, wie erwähnt, keine Lichttonuswirkung erkennen ließen; jedoch kann das Fehlen der letzteren wiederum als Stütze für die Annahme einer Telotaxis gelten, indem allein ein Marschrichtungspunkt derartig genau gerichtete Bewegungsbahnen hervorzurufen vermag. Eine endgültige Entscheidung über das Wesen dieser Reaktionen kann erst die Beobachtung des einseitig geblendeten photopositiven Tieres erbringen.



Abb. 12. *Oniscus*, photopositiv: bei horizontalem Licht.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Einen weiteren Beweis dafür, daß die Bewegungen eines photonegativen *Oniscus* bei horizontaler Einwirkung einer Lichtquelle keinen tropotaktischen Charakter haben, liefert das einseitig geblendete Tier, bei dem ein Erregungsgleichgewicht an beiden Rezeptoren künstlich vereitelt wird. Würde die intakte Assel ihre Einstellung erregungssymmetrisch erlangen, so müßte man für das einseitig geblendete Tier erwarten, daß es stets in einem Bogen zur geblendeten Seite hin von der Reizquelle wegläuft, wie es auch A. MÜLLER an ihren Isopoden beobachtet hat. Wenn aber bei ein und demselben photonegativen Tier neben diesen Bögen auch solche zur sehenden Seite hin und daneben auch geradlinige Spuren auftraten, so geht daraus hervor, daß Tropotaxis als Erklärung nicht in Frage kommt. In Spur 14 der Abb. 13 z. B. lief das rechts geblendete Tier in einer Richtung vom Licht fort, bei der es dauernd mit dem sehenden Auge Licht perzipieren mußte. Trotzdem fand keine Wendung zur geblendeten Seite statt, sondern das Tier bewegte sich in der einmal eingeschlagenen Richtung fort. Ein solches

Verhalten ist, wie ich schon oben beim intakten Tier hervorhob, weder durch Phobo- noch durch Tropotaxis zu erklären, wohl aber bestätigt es die Annahme, daß der photonegative *Oniscus* einer Reizquelle gegenüber auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen ausführt, die sich in keines der KÜHNschen Schemata einordnen lassen.

In Widerspruch mit den Beobachtungen A. MÜLLERS konnte ich feststellen, daß das photopositive Tier auch nach Ausschaltung eines

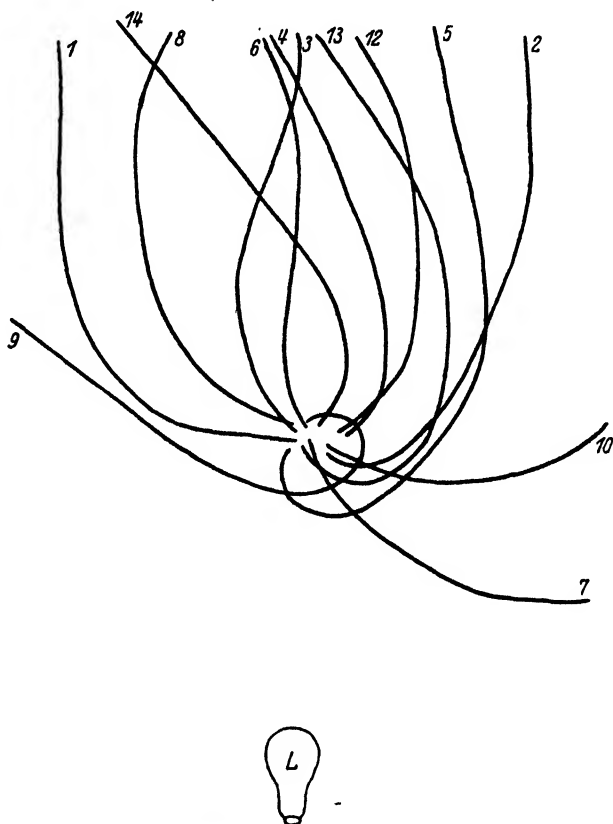


Abb. 13. *Oniscus*, rechts geblendet, photonegativ: bei horizontalem Licht.

Auges die Lichtquelle noch geradlinig zu erreichen vermag und daß es nicht, wie die Autorin angibt, in einem Bogen zur sehenden Seite daran vorbeiläuft (Abb. 14). Wenn in dem wiedergegebenen Spurbild das Tier zweimal die Reizquelle nicht auffand, so führe ich dies darauf zurück, daß das Tier völlig unorientiert war und dabei aus dem Versuchsfeld hinauslief.

Wie kommen nun diese Bewegungsbahnen zustande? Nach A. MÜLLER soll es sich auch in diesem Falle um eine tropotaktische

Reaktion handeln, indem der Körperseite des sehenden Auges schwächere Impulse zufließen. Diese Annahme wäre nach den Ergebnissen der Autorin wohl berechtigt, läßt sich aber nicht auf meine Befunde übertragen, da bei gerader Bahn (z. B. Spur 7 und 9) beide Körperseiten an der Fortbewegung in gleichem Maße beteiligt sein müssen. In meinen Versuchen war also trotz hochgradiger Erregungsasymmetrie der Rezeptoren ein symmetrisches Arbeiten der Effectoren beider Seiten zu kon-

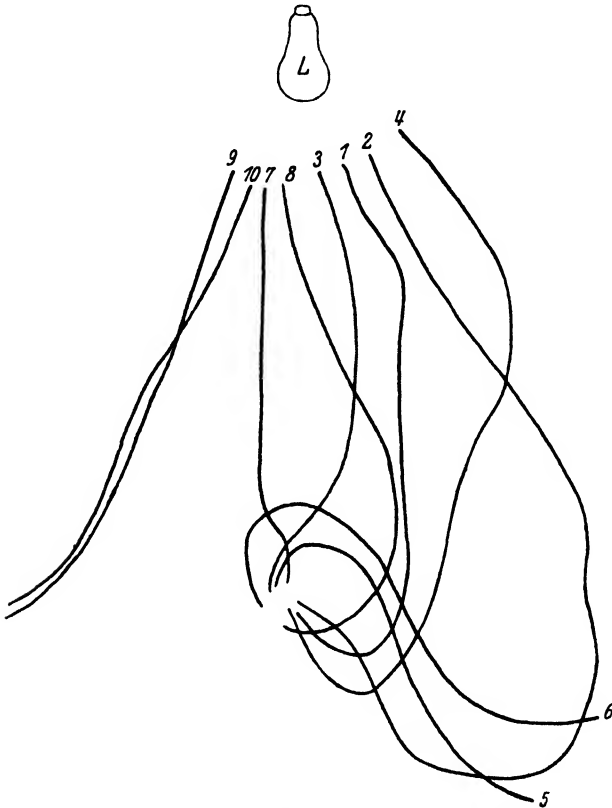


Abb. 14. *Oniscus*, rechts geblendet, photopositiv: bei horizontalem Licht.

statieren. Dieses Verhalten läßt sich aber nicht mit der Definition der Tropotaxis von KÜHN (1919) in Einklang bringen. Wenn man aber versuchen wollte, diese Reaktionen in eines der KÜHNschen Schemata einzuordnen, dann kommt nur die Telotaxis in Frage, weil eben *Oniscus* trotz einseitiger Blendung zur Reizquelle hinfindet.

Vergleichen wir die Bewegungen der photopositiven und der photonegativen Asseln bei horizontaler Einwirkung einer Lichtquelle, so sehen wir, daß in beiden Fällen eine gerichtete Lokomotion vorliegt. Doch nur dann, wenn, wie im Falle des photopositiven *Oniscus*, der

Orientierungspunkt dauernd vor dem Versuchsobjekt liegt, wird diese gerichtete Bewegung zu einer Fixierreaktion, die das Tier auf meist geradlinigem Wege zur Reizquelle hinführt.

Stark asymmetrische, rein zentral bedingte Erregungen sind bei *Oniscus* im allgemeinen ein typisches Merkmal ungerichteter Fort-

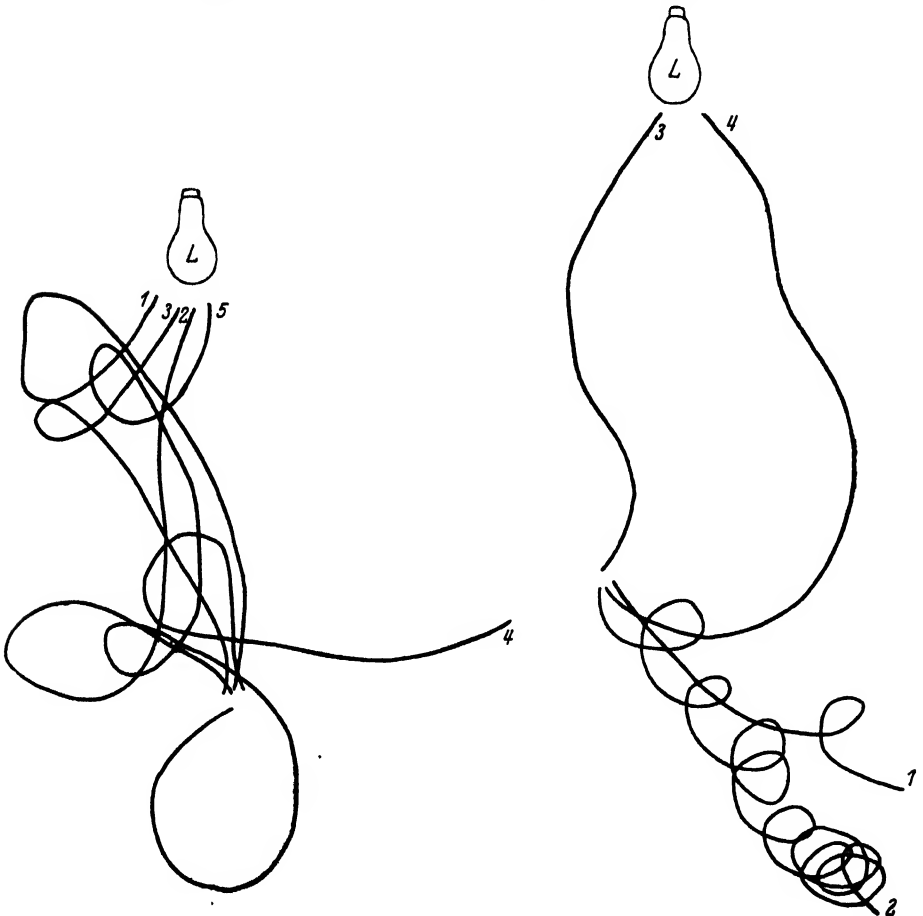


Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 15. *Oniscus*, links geblendet, photopositiv: bei horizontalem Licht.

Abb. 16. *Oniscus*, links geblendet: Umschlag der Lichtstimmung bei horizontalem Licht, Spur 1 und 2 photonegativ, 3 und 4 photopositiv.

bewegungen, jedoch können sie unter Umständen auch in horizontalem Licht auftreten. Bei den durch Abb. 15 und Abb. 16 Spur 1 und 2 wiedergegebenen Lokomotionen glaubte ich den Tieren geradezu einen gewissen »Kampf« ansehen zu können zwischen dem Bestreben, auf möglichst geradem Wege zur Reizquelle hinzugelangen bzw. von ihr wegzulaufen, und den zentral bedingten, ungleichen Erregungen der

beiden Körperseiten, wodurch das Tier veranlaßt wurde, von seiner auf das Licht bezogenen Richtung abzuweichen. Dieser »Kampf« zwischen der Wirkung der beiden Faktoren drückte sich äußerlich durch einen schräg-seitwärts gerichteten, unnatürlichen Gang aus. Der Unterschied zwischen diesen Spuren und ähnlichen bei Oberbeleuchtung ist der, daß eine auf den Reizort bezogene Bewegung vorlag, worauf es zurückzuführen ist, daß der rein positive *Oniscus* (Abb. 15) die Lampe erreichte, wenn wir von Spur 4 absehen, bei der nur zu Anfang die Lichtquelle wahrgenommen werden konnte. Bei diesem positiven Tier kann die Kreisbewegung niemals durch eine Lichtwirkung hervorgerufen sein, da sie zur geblendeten Seite erfolgte. Bei dem anderen *Oniscus* (Abb. 16) beobachtete ich schon im Dunkeln enge Kreise zur geblendeten Seite, die nur auf eine zentral bedingte, asymmetrische Erregung der beiden Körperseiten zurückzuführen sind. Denselben Drehsinn behielt das photonegative Tier auch bei, als es einer Lichtquelle gegenübergesetzt wurde, so daß es sich nun in einer Spiralbahn zur geblendeten Seite hin von der Reizquelle fortbewegte. Nach Durchlaufen der zweiten Spur zeigte dieses Individuum neben dem Umschlag zur positiven Phototaxis ein Verschwinden der Asymmetrie zentraler Impulse.

3. Im Zweilichterversuch.

a) Intakte Tiere.

Trafen die Strahlen einer Lichtquelle in horizontaler Richtung auf einen photonegativen *Oniscus*, so war, wie wir im vorigen Kapitel sahen, seine Fortbewegung wohl in bezug auf die Reizquelle gerichtet, jedoch der Weg nicht eindeutig festgelegt. Nachdem ich dies ermittelt hatte, versuchte ich festzustellen, wie sich ein photonegativer *Oniscus* verhalten würde, wenn man ihm statt einer Lichtquelle deren zwei von gleicher Stärke bot. Die dazu benutzten, 40 Watt starken Glühlampen besaßen je einen Abstand von 50 cm vom Startpunkt, ihre Entfernung untereinander betrug 60 cm. Die Spuren sämtlicher photonegativer Isopoden auf diesen doppelten Reiz hin hatten genau dasselbe Aussehen wie im Einlichtversuch (Abb. 17).

Für das Zustandekommen der Bewegungsbahnen des photonegativen *Oniscus* im Zweilichterversuch gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten: A) Die beiden Lichter werden von dem Tier nicht getrennt, sondern als eine Einheit perzipiert und müssen dieselben Reaktionen auslösen, wie wenn an Stelle der zwei Lampen nur eine in der Mitte vorhanden wäre, oder aber B) der *Oniscus* perzipiert die beiden Lichter getrennt. In diesem Falle könnte er sich einerseits α) auf beide Reize

gleichmäßig einstellen und würde sich dann ungefähr in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen wegbewegen, Reaktionen, wie sie in Abb. 17 die Spuren 5 und 9 veranschaulichen. Andererseits β) könnte er sich unter zentraler »Ausschaltung« der einen Reizquelle nur nach der anderen orientieren (s. auch HERTER, 1929) und dementsprechende Wege zurücklegen, wie wenn nur diese existierte. Das Tier liefe dann entweder genau von der einen Lichtquelle weg (Spur 2, 6 und

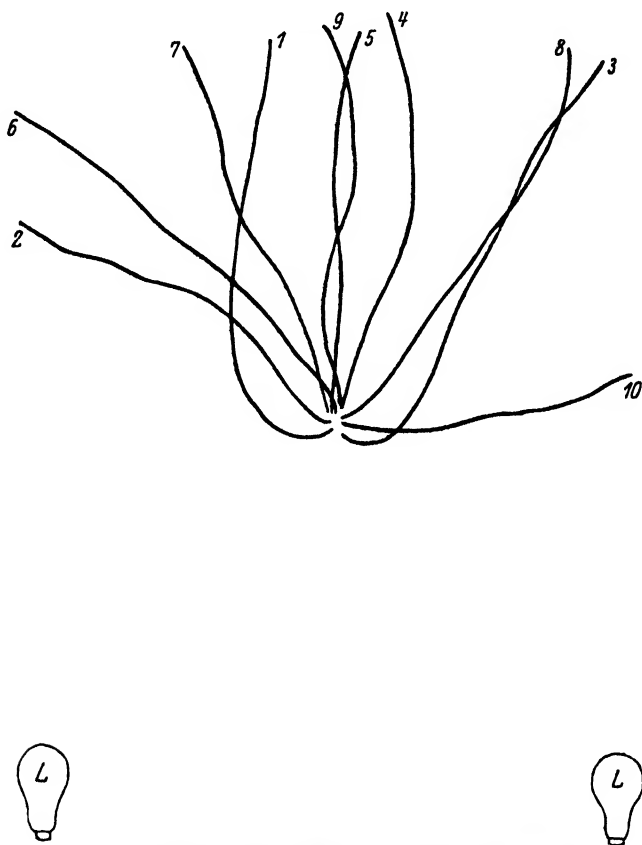


Abb. 17. *Oniscus*, photonegativ: im Zweilichterversuch.

8) oder aber die eingeschlagene Richtung bildete mit den genannten Spuren einen Winkel (Spur 7 und 10), der allerdings, bezogen auf diese eine richtunggebende Lampe, deshalb nicht in der im Einlichtversuch beobachteten Größe auftreten konnte, weil sich das Tier dann auf die andere Reizquelle zubewegt hätte, was ihm aber seine negative Lichtstimmung verbot.

Diese beiden Orientierungsweisen α und β würden genau dasselbe Spurbild hervorrufen, wie es bei der ersten Annahme A entsteht, und

auch wieder mit dem bei nur einer horizontal wirkenden Lichtquelle gewonnenen Resultat übereinstimmen. Die zweite Hypothese B, nach der also zwei getrennte Reize perzipiert werden, scheint mir wahrscheinlicher zu sein in Hinblick auf das Verhalten des photopositiven *Oniscus*, der sich, wie wir gleich sehen werden, auch im Zweilichterversuch sowohl nach einer als auch nach beiden Reizquellen orientiert.

In gewissen Fällen schließt das Verhalten des photonegativen Tieres die Annahme eines tropotaktischen Reaktionstypus aus; so mußte z. B. bei den Spuren 2 und 10 (Abb. 17) das Auge einer Körperseite von beiden Lampen ausgehende Strahlen aufnehmen, wodurch, wenn es sich um Tropotaxis gehandelt hätte, ein noch größerer Unterschied in den den beiden Körperseiten zufließenden Erregungen entstanden wäre als bei nur einer Lichtquelle. Wenn ein *Oniscus* sich im Zweilichterversuch genau nach einer der beiden Lampen orientiert, so bleibt doch immer noch der Reiz des anderen Lichtes, der bei erregungssymmetrischer Einstellung die Lokomotion beeinflussen müßte und von dem Tier nicht unberücksichtigt bleiben dürfte. Um meno- oder telotaktisches Verhalten kann es sich auch hier nicht handeln. Die Einwirkung von zwei Lichtquellen auf den photonegativen *Oniscus* ruft also ebenfalls lediglich auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen hervor, die durch keine der bisher aufgestellten Reaktionsschemata zu erklären sind.

Bei photopositiven Tieren aus zahlreichen systematischen Tiergruppen liegen nach den Beobachtungen anderer Autoren im Zweilichterversuch verschiedene Bewegungstypen vor. Entweder orientieren sich diese Tiere von vornherein nur nach einem Reiz; oder sie richten sich anfangs nach beiden Reizquellen, um erst an einem bestimmten Punkte sich für ein Licht zu entscheiden. Die einzelne Bewegungsbahn ist nun nicht etwa für eine bestimmte Tiergruppe charakteristisch, sondern beide Typen können bei ein und demselben Individuum auftreten. In der Auslegung der reflexphysiologischen Vorgänge, auf denen diese zwei verschiedenartigen Spurkurven basieren, gehen die Meinungen der Autoren auseinander. So soll es sich nach v. BUDDENBROCK (1922) um Fixierreaktionen handeln, indem das Tier entweder das eine Licht als Marschrichtungspunkt wählt, ohne das andere zu beachten, oder indem es sich anfänglich so bewegt, daß beide Reize in die Fixierräume der Augen fallen, um sich dann, wenn ihm diese Möglichkeit auf Grund der Begrenztheit des Fixierraumes genommen ist, für die eine Reizquelle zu entscheiden. Diese Hypothese wird jedoch, vor allem in ihrem letzten Teil, von A. MÜLLER und von JUST (1927) bestritten. Beide Autoren sehen in den erwähnten Bewegungsbahnen tropotaktische Vor-

gänge. Bei der Lokomotion auf eine einzige Lichtquelle zu soll sich das Versuchstier von Anfang an in einem Erregungsungleichgewicht befinden, während es im anderen Falle sich zunächst erregungssymmetrisch zum Lichteinfall einstellt, d. h. in die Resultante der beiden wirkenden Kräfte, sich dann aber im Entscheidungspunkt durch ungerichtete Bewegungen dem einen Licht mehr nähert als dem anderen, wodurch die weitere Lokomotion bestimmt wird. Beim Seestern beobachtete JUST, daß er unter Umständen bei der Lokomotion auf der Mittelsenkrechten auch noch über die Verbindungslinie der beiden Lichter hinaus sich fortbewegen kann. JUST sieht hierin eine weitere Stütze für die tropotaktische Reaktion des Seesterns im Zweilichterversuch; doch ist es mir wahrscheinlicher, daß es sich hier lediglich um eine Reiznachwirkung handelt.

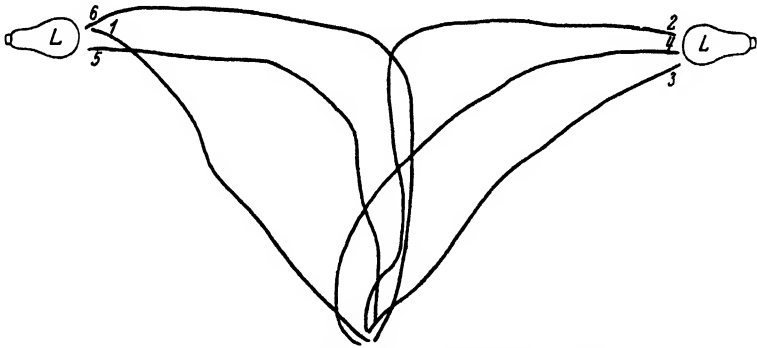


Abb. 18. *Oniscus*, photopositiv: im Zweilichterversuch.

Bei den Untersuchungen über das Verhalten des photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch dienten mir ebenfalls zwei 40 Watt starke Glühlampen als Reizquellen, die untereinander und vom Startpunkt 60 cm entfernt waren. Die Reaktionen verliefen so, wie ich sie oben anführte (Abb. 18): das Tier bewegte sich also entweder sofort auf eines der beiden Lichter zu, oder aber es lief anfänglich in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen bis zu dieser Linie hin oder etwas über sie hinaus, um dann bei einem Entscheidungswinkel von etwa 180° einem der zwei Lichter zuzustreben. Am Entscheidungspunkt selbst führte der *Oniscus* häufig, aber nicht immer, Pendelbewegungen aus. Diese beiden Bewegungstypen waren durch alle möglichen Übergangsformen miteinander verbunden. Welchem reflex-physiologischen Vorgang unterlagen nun diese Bahnen, hatten sie tropo- oder telotaktischen Charakter?

A. MÜLLER, deren Isopoden, wie schon erwähnt, dieselben Spuren auf dem Rußpapier hinterließen, beschreibt und deutet den Verlauf der

Lokomotion folgendermaßen: Bei dem einen Bewegungstypus läuft das Tier anfänglich mit ungenauer Einstellung und kommt dabei der einen Lichtquelle näher, auf die es sich dann erregungssymmetrisch einstellt. Im andern Falle bewegt sich das Tier zunächst in Richtung der Resultanten der beiden wirkenden, gleich großen Kräfte fort. Wenn es die Verbindungslinie erreicht oder überschritten hat, nimmt es eine Lage ein, die das Tier durch die von vorn auftretende Dunkelheit veranlaßt, »spontane Bewegungen oder ungerichtete Unterschiedsreaktionen« auszuführen. Durch diese Bewegungen kommt es zu den beiden Lichtern in eine Schiefelage, welche darüber entscheidet, wohin das Tier läuft. Nach A. MÜLLER bewegen sich die Isopoden also in beiden Fällen tropotaktisch vorwärts.

Zu dieser Erklärung haben sich v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER (1926) an Hand von A. MÜLLERS Spurbildern in sehr ablehnender Weise geäußert. Ihre Kritik richtet sich vor allen Dingen gegen die Spuren, die eine Mittelstellung zwischen den beiden extremen Bewegungstypen einnehmen. Bei ihnen besteht nach Ansicht der beiden Autoren ein Verhältnis der beiden Lichtstärken, das nicht mit dem Tropotaxischema in Einklang zu bringen ist. Ferner lehnen sie die Annahme ab, daß das Tier kurz nach Überschreiten des Entscheidungspunktes kein Licht mehr aufnehmen könnte und deshalb nur durch die auftretende Dunkelheit in seiner Bewegung beeinflußt würde; denn gerade bei den Asseln ist das Gesichtsfeld nach hinten recht weit ausgedehnt. Zu diesem Teil der kritischen Bemerkungen möchte ich noch folgendes hinzufügen: Meines Erachtens läßt sich die Orientierung eines Tieres nach einer von zwei dargebotenen Lampen nur gezwungen mit der Tropotaxislehre vereinbaren. Denn inwiefern ist es überhaupt möglich, daß ein tropotaktisches Tier angesichts zweier Lichter sich geradlinig auf das eine zubewegt, ohne das andere im mindesten zu beachten? Es besteht doch bei diesen Spuren genau wie bei denen, deren Deutung im MÜLLERSchen Sinne v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER verwarfen, in sehr erheblichem Maße ein Erregungsungleichgewicht. Warum wendet sich das Tier nicht nach der Seite, der ein schwächerer, lichtbedingter Impuls zufließen müßte? Bei diesen Reaktionen von einem anfänglich unorientierten Zustand zu sprechen, ist bei dem oft ganz geraden Spurverlauf unmöglich. Daß ungefähr die ersten 5 cm als unorientiert zu bezeichnen sind, ist gewiß in manchen Fällen wahrscheinlich, aber der unorientierte Zustand des Tieres müßte sich doch wohl weiter als über diese kurze Strecke ausdehnen, wenn die durch den Reiz der einen Lampe entstehenden Erregungen die des zweiten Reizes völlig überdecken sollen.

Nach meiner Ansicht ist dieser Bewegungstypus im Zweilichterversuch durch Tropotaxis niemals erklärbar, sondern kann nur als eine Fixierreaktion angesehen werden. Speziell bei *Oniscus* kommt noch hinzu, daß er, wie wir von den früheren Versuchen her wissen, sich einer Lichtquelle gegenüber stets telotaktisch einstellt. Was die tropotaktische Erklärung jener Bewegungsbahn angeht, bei der sich das Tier zunächst in der Mittelsenkrechten fortbewegt und sich dann in einem Entscheidungswinkel von 180° einer Reizquelle zuwendet, so haben dagegen schon v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER den Einwand erhoben, warum das Tier nicht über den Entscheidungspunkt hinaus in der Resultante läuft, wenn die hintere Ausdehnung des Gesichtsfeldes eine weitere Reizaufnahme gestattet und nach A. MÜLLER das Auge der Isopoden als physiologisches Ganzes funktioniert. Dieselbe Autorin erklärt, daß »spontane Bewegungen bzw. ungerichtete Unterschiedsreaktionen« die weitere Lokomotion bestimmen. Bewegungen im Entscheidungspunkt habe ich nicht immer feststellen können, sondern häufig setzte das Tier, ohne anzuhalten, nach einer Drehung um 90° seinen Weg fort. Dagegen sah ich, daß die Assel zuweilen schon vor der Verbindungslinie Pendelbewegungen ausführte, und ich möchte schließen, daß sie bei solchen Bewegungen sich bald auf diese bald auf jene Lichtquelle einstellte. Nun wissen wir, daß sich der photopositive *Oniscus* beim Vorhandensein einer einzigen Lampe telotaktisch orientiert, also muß auch die nach der Entscheidung einsetzende Bewegung auf den einen Reizort zu eine Fixierreaktion sein.

Wenn nun im Zweilichterversuch die von vornherein geradlinig auf die eine Reizquelle gerichtete Lokomotion telotaktischen Charakter hat, wenn dasselbe auch für die Bewegung vom Entscheidungspunkt ab gilt, und wenn ferner die zwischen beiden Grenzformen auftretenden Übergänge nur durch Fixierreaktionen zu erklären sind, so muß endlich auch die Einstellung des Tieres in die Mittelsenkrechte eine Fixierbewegung sein. Für diese letzte Lokomotion ist die Erklärung v. BUDDENBROCKS vollkommen ausreichend: das Tier stellt sich so ein, daß beide Reizquellen in die nach vorn gelegenen Fixierräume fallen. Die Begrenzung des einzelnen Fixierraumes, der nach meinen Ergebnissen bei *Oniscus* ungefähr 180° umfaßt, bedingt im Entscheidungspunkt eine Wendung des Tieres nach einer der beiden Reizquellen, da es sonst jeden Orientierungspunkt verlieren würde. Es ergibt sich also aus meinen Versuchen, daß der photopositive *Oniscus* im Zweilichterversuch bei jeder Bewegungsbahn Fixierreaktionen ausführt.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Wenn wir bedenken, daß das intakte photonegative Tier sich zwei Lichtern gegenüber genau so verhielt wie bei einer einzigen Lichtquelle, und wenn andererseits der einseitig geblendete *Oniscus* bei horizontaler Einwirkung einer Lampe dieselben Bewegungsbahnen zurücklegte wie der intakte, so ist zu erwarten, daß auch das einseitig geblendete, photonegative Tier im Zweilichterversuch dieselben nur in bezug auf das

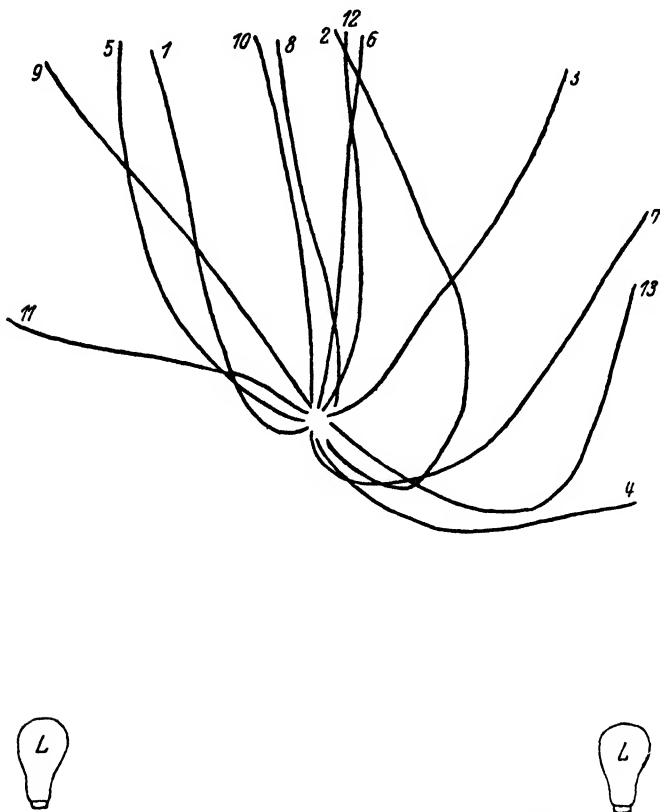


Abb. 19. *Oniscus*, rechts geblindet, photonegativ: im Zweilichterversuch.

Licht gerichteten Fluchtbewegungen ausführt wie in den anderen Versuchen. Aus Abb. 19 ist ersichtlich, daß diese Vermutung durch die Versuche bestätigt wurde. Wie es auch im Einlichtversuch zu beobachten war, konnten die Startwinkel nach der geblendeten Seite größer als 90° sein, weil das Tier mit dem nach dieser Seite gelegenen Auge keine Lichtstrahlen aufzunehmen vermochte. Genau wie beim intakten Tier bestehen theoretisch auch hier die beiden Möglichkeiten, daß das Tier entweder einen zusammenhängenden oder zwei getrennte Reize perzipierte.

Ebenso wie bei der Darbietung nur eines Lichtes das telotaktische Verhalten des photopositiven *Oniscus* besonders nach einseitiger Blendung klar zutage trat, liefert uns im Zweilichterversuch die Beobachtung des einseitig geblendeten Tieres einen sicheren Beweis für seine Orientierung durch Fixierbewegungen. Abb. 20 zeigt, daß sich auch solch ein nur mit einem Auge sehendes Tier genau wie ein intaktes bewegt, also entweder von Anfang an zu einer der beiden Lampen hin oder zunächst auf der Mittelsenkrechten, um sich erst später für die eine oder die andere Reizquelle zu entscheiden. Auffallenderweise war eine Bevorzugung des auf der intakten Seite befindlichen Lichtes nicht zu bemerken.

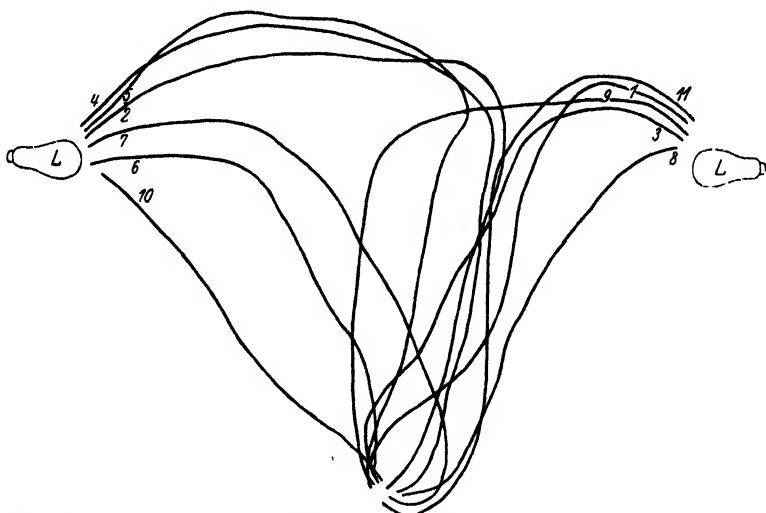


Abb. 20. *Oniscus*, rechts geblindet, photopositiv: im Zweilichterversuch.

Die in Abb. 20 wiedergegebenen Spuren 8 und 10 sind leicht zu verstehen, da die Assel auf verhältnismäßig gerader Bahn derjenigen Lichtquelle zulief, die es sich von vornherein als Marschrichtungspunkt genommen hatte. Wie ist es aber möglich, daß sich das einseitig geblendete Tier auch in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie beider Lampen fortbewegen konnte, wo man doch annehmen sollte, die Blendung mache eine gleichzeitige Fixierung beider Reizquellen unmöglich? Zum Verständnis dieser Lokomotion möchte ich darauf hinweisen, daß die am meisten nach oben blickenden Ommatidien des vorderen Augenteils eine Neigung zur Kopfmedianen besitzen und daß das ganze Auge nicht flach dem Kopfe anliegt, sondern selbst gewölbt ist. Außerdem müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die eine Höhe von 7 cm besitzende Reizquelle das Versuchstier beträchtlich überragt. Auf diese Umstände ist

es zurückzuführen, daß *Oniscus* trotz der zwischen den Augen liegenden Wölbung des Kopfes mit dem einen Receptor allein Lichtstrahlen von beiden Lampen aufnehmen kann. Zu Beginn der Lokomotion wird der Unterschied der von beiden Lichtern auf das Tier einwirkenden Reizquantitäten nicht sehr groß sein; bewegt es sich aber von den zwei Lampen gleich weit entfernt in der Mittelsenkrechten fort, dann wird dieser Unterschied der beiden Reizgrößen um so mehr zunehmen, je näher das Tier dem Entscheidungspunkt kommt, da dann weniger Strahlen derjenigen Reizquelle, die nach der Seite des geblendeten Auges liegt, in den allein funktionsfähigen Receptor über die Kopfwölbung hinweg eintreten können. Auf der Verbindungslinie angekommen, kann sich das Tier dem stärkeren Reiz zuwenden, es kann sich aber auch (z. B. Spur 9) in einem Winkel von 90° nach der geblendeten Seite hin fortbewegen und so, was besonders bemerkenswert ist, dem schwächeren Reiz folgen. Dieses anfangs überraschende Verhalten wird verständlicher, wenn wir bedenken, daß das Tier im Entscheidungspunkt oft Pendelbewegungen ausführt, die beim einseitig geblendeten Tier viel häufiger auftreten als beim intakten. Erfolgen diese Bewegungen zur geblendeten Seite hin, so veranlassen sie eine größere Perzeptionsmöglichkeit der aus dieser Richtung kommenden Strahlen, so daß der Größenunterschied zwischen den beiden Reizquantitäten etwas verringert wird; die Pendelbewegungen sind aber niemals so ausgedehnt, daß das Tier den bisher stärkeren Reiz aus dem Auge verliert. Letzteres tritt erst dann ein, wenn sich der *Oniscus* zur anderen Lichtquelle in Bewegung setzt, sich also bereits für den bisher schwächeren Reiz entschieden hat. Die dann erfolgende Lokomotion beruht auf einer telotaktischen Orientierung nach dieser einen Lampe. Bei den Spuren 1, 3, 9 und 11 ist der Größenunterschied der beiden von dem linken Auge aufgenommenen Reize nicht so groß wie in Spur 9, da diese Lokomotionen von vornherein dem rechten Licht mehr genähert verlaufen.

Diese Ergebnisse beweisen, daß die Fortbewegung des photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch auf Fixierbewegungen beruht.

Die ganzen bisherigen Resultate über das Verhalten von *Oniscus* im Dunkeln oder bei Reizung durch eine oder zwei Lichtquellen stehen in keiner Weise im Einklang mit den Versuchsergebnissen wie auch mit den Deutungen A. MÜLLERS. Während ihre Untersuchungen Veranlassung gaben, die Asseln als »Musterbeispiele der Tropotaxislehre« (s. LAMMERT, 1928) zu bezeichnen, mußte ich feststellen, daß bei den

Isopoden die Orientierung nach einem Lichtreiz nicht in einer erregungssymmetrischen Einstellung besteht, sondern daß vielmehr das Tier, wenn es ihm die Lichtstimmung gestattet, eine telotaktische Reaktion zum Reiz hin ausführt. Die kritischen Bemerkungen von v. BUDDENBROCK und SCHLIEPER bestehen also zu Recht.

4. Im Versuch mit einem Schirm.

a) Intakte Tiere.

Bisher ist erst bei Schnecken das Verhalten dunklen Gegenständen gegenüber experimentell untersucht worden. Der erste Versuch dieser Art ist der bekannte BOHNSche Grundversuch, der von LOEB zum Beweise seiner Tropismentheorie herangezogen wurde. BOHN (1905) fand, daß die vor zwei schwarze Schirme gesetzte Meeresschnecke *Littorina* bei der Vorwärtsbewegung immer zwischen ihnen hindurchkriecht. Dieses Ergebnis wurde von v. BUDDENBROCK (1919) an *Helix* und von BIERENS DE HAAN (1921) an *Littorina* nachgeprüft, jedoch von beiden Autoren für unrichtig erklärt, da sie ermittelten, daß die Schnecken in einem solchen Zweischirmversuch sich auf eine der beiden Reizquellen zubewegten. Bei *Helix* fand v. BUDDENBROCK außerdem noch eine Orientierung in ähnlicher Form wie die der Lichtkompaßbewegung; im Sinne KÜHNS (1919) gesprochen heißt das, die Schnecke orientierte sich menotaktisch nach dem gebotenen dunklen Gegenstand. Ob aber die Schnecken in den Versuchen dieser drei Autoren sich nur nach den Schirmen orientierten, ob also eine rein auf Skototaxis beruhende Art der Fortbewegung vorlag, ist nicht mit Sicherheit anzugeben, wenn wir von den Versuchen absehen, bei denen *Helix* menotaktisches Verhalten zeigte. Es handelt sich bei diesen Untersuchungen vielmehr um eine Verknüpfung von photo- und skototaktischen Reaktionen, da dem Tier neben den Schirmen auch noch eine Lichtquelle zur Orientierung geboten wurde.

Um einen derartigen doppelten Reiz auszuschalten, benutzte ich zu den rein skototaktischen Experimenten folgende Versuchsanordnung: Vier senkrecht zueinanderstehende Wände von je 35 cm Höhe und 80 cm Seitenlänge waren auf einem ebenen Tisch aufgestellt. Die Innenseite der Wände war mit barytweißem Papier beklebt. In den Ecken dieser Arena, und zwar um 15 cm nach der Mitte zu verschoben, befand sich auf dem Tische liegend je eine 75 Watt starke Glühbirne. In der Mitte standen zwei 15 cm hohe Holzklötze, auf denen eine 2 cm dicke, quadratische Holzplatte von 68 cm Seitenlänge ruhte. Auf dieser Platte war eine mit weißem Papier überzogene Pappe durch Reißstifte be-

festigt, die ebenfalls mit weißem Papier bedeckt waren; diese weiße Fläche stellte das eigentliche Versuchsfeld dar. Da dieses Feld nur 68 cm Seitenlänge besaß, war zwischen ihm und den auf dem Tisch errichteten Wänden an allen vier Seiten ein Zwischenraum von je 6 cm vorhanden, durch den das Licht der Glühbirnen auf die vier das Versuchsfeld umgebenden Wände fiel; von dort wurde es reflektiert. Durch die Holzplatte wurde die von den Glühbirnen ausstrahlende Wärme zurückgehalten. Als dunkle Orientierungsflächen wurden den Tieren 10 cm lange und 7 cm hohe schwarze Samtrechtecke geboten, die beliebig auf dem Versuchsfeld aufgestellt werden konnten.

Zu den im folgenden zu beschreibenden Versuchen wurde sowohl

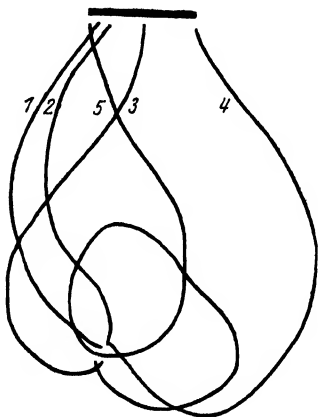


Abb. 21. *Oniscus*, photonegativ; im Einschirmversuch.

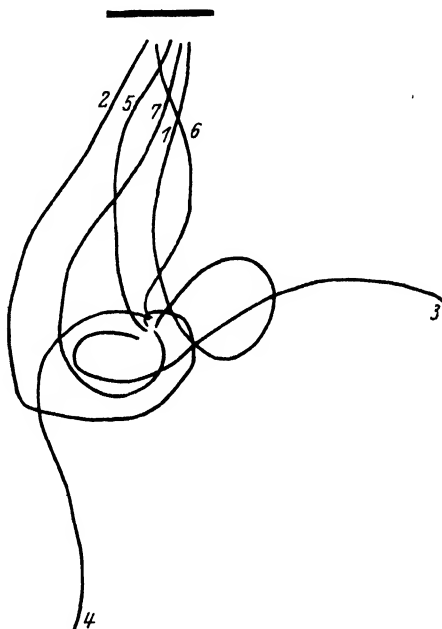


Abb. 22. *Porcellio*, rechts geblendet, photonegativ; im Einschirmversuch.

Oniscus wie *Porcellio* verwendet. Allerdings erwies sich die letztere Art als die geeignetere. Zunächst wurden die Isopoden in 32 cm Entfernung einem schwarzen Schirm gegenübergestellt, der in der Mitte einer Kante des Versuchsfeldes aufgestellt worden war. Abb. 21 gibt die Lokomotion eines *Oniscus* in Richtung eines solchen Schirmes wieder. Die Erreichung des Zieles erfolgte nicht auf so geradem Wege, wie wenn wir ein photopositives Tier auf eine Lichtquelle zukriechen lassen. Die Unsicherheit in der Fortbewegung und die dadurch bedingten Abweichungen sind wohl darauf zurückzuführen, daß der Intensitätsunterschied zwischen der Reizquelle und der übrigen Umgebung bei diesen Versuchen nicht so groß ist wie bei den phototak-

tischen Untersuchungen, so daß der von Seiten des Schirmes auf das Tier ausgeübte Reiz weniger intensiv ist als der von einer Lichtquelle ausgehende. Dieser geringe Reizwert ist vielleicht der Anlaß dazu, daß nicht jedes Tier bei allen Einzelversuchen zum Schirm hinfand, jedoch ließ sich bei der Mehrzahl der Versuchsobjekte ganz einwandfrei ein Einfluß des dunklen Schirmes auf die Orientierung festlegen. Die Fähigkeit, auf dunkle Gegenstände zu reagieren, scheint bei den verschiedenen Arten einer systematischen Tiergruppe verschieden stark ausgebildet zu sein; so machte ich die Beobachtung, daß *Porcellio scaber* sich im allgemeinen besser nach den Schirmen orientierte als *Oniscus asellus*, und bei zwei *Helix*-Arten fand v. BUDDENBROCK, daß die eine, *H. arbustorum*, sich sicherer nach dunklen Gegenständen richtete als eine andere, *H. nemoralis*. Benutzte ich statt des erwähnten Schirmes einen nur halb so breiten, so erhielt ich bei allen Tieren nur negative Versuchsergebnisse. Selbst diejenigen Individuen, die sonst gut skototaktisch reagierten, waren jetzt nicht mehr imstande, von dem 32 cm entfernten Start aus zu der verkleinerten Orientierungsfläche zu gelangen.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Über den reflexphysiologischen Vorgang bei der Lokomotion des positiv skototaktischen Isopoden auf die Reizquelle zu gibt uns auch in diesem Falle das einseitig geblendete Tier genaueren Aufschluß, und zwar zeigt Abb. 22, daß ein *Porcellio* mit nur einem funktionsfähigen Auge zum Schirm hinfand. Er führte also genau wie das positiv phototaktische Tier einer Lichtquelle gegenüber eine Fixierreaktion zur dunklen Stelle hin aus. In der Abb. 22 enden zwar von 7 Spuren nur 5 an der Reizquelle, jedoch darf uns das nicht wundernehmen, da noch nicht einmal jedes intakte Tier den Schirm erreichte und die Blendung wahrscheinlich die Orientierung noch erschwerte. Bei Spur 4 ist zu berücksichtigen, daß das Tier während der Fortbewegung den Schirm überhaupt nicht perzipieren konnte, während ich bei der 3. Spur das Abirren dadurch erklären möchte, daß das schwarze Rechteck bei dieser Entfernung an der Grenze des Erkennungsbereiches lag; denn auch bei der ersten Spur läßt sich in diesem Abstand von der Reizquelle noch keine bestimmt gerichtete Lokomotion feststellen. Da es sich um zwei aufeinanderfolgende Spuren handelt, besteht auch die Möglichkeit, daß das Tier in dieser Zeit photopositiv war und sich gegen das vom Rande des Versuchsfeldes her einfallende Licht richtete. Aus den 5 übrigen Spuren geht aber eindeutig hervor, daß die positiv skototaktischen Isopoden telotaktische Bewegungen ausführten.

5. Im Vierschirmversuch.

a) Intakte Tiere.

Wie ich oben bereits erwähnte, und wie auch aus Abb. 22 hervorgeht, fand nicht jeder Isopode immer zum Schirm hin. Als Grund dafür habe ich den geringen Reizwert angeführt, den solch ein dunkler Gegenstand im Gegensatz zu einer Lichtquelle für die Asseln besitzen dürfte. Sobald sich nun das Tier in einer größeren Entfernung vom Schirm befindet, so sinkt die Reizintensität unter den Schwellenwert, und es kann

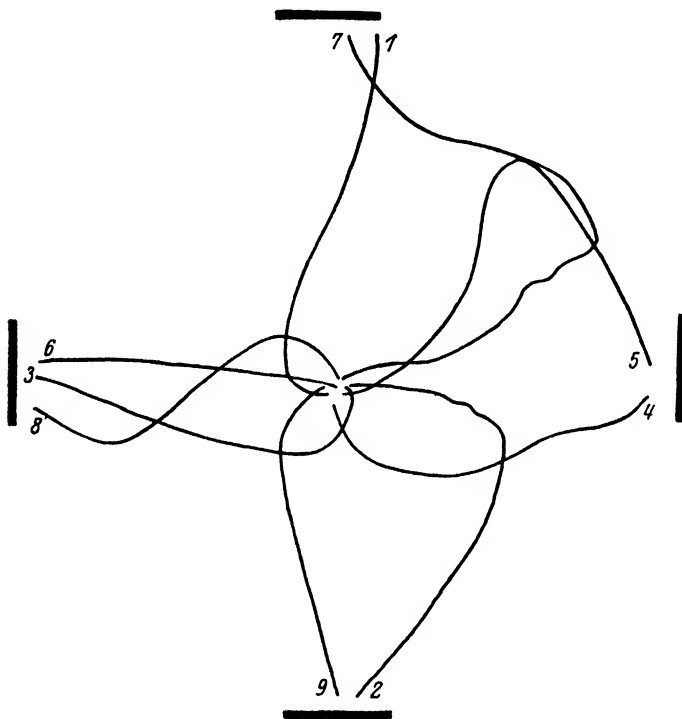


Abb. 23a.

Erklärung auf S. 225.

infolgedessen keine Reaktion erfolgen, während das Licht noch bei weit größerem Abstand auf das Tier einwirkte. Um nun den Versuchsubjekten die Orientierung zu erleichtern, wurden anstatt des einen Schirmes deren vier je in der Mitte der vier Seiten des Versuchsfeldes aufgestellt. Entfernte sich die Assel jetzt in beliebiger Richtung von ihrem Startpunkt, so mußte sie stets sehr bald an eine Stelle kommen, wo sie wenigstens einen der vier Schirme bemerkte und sich nach ihm richten konnte.

In einem solchen Vierschirmversuche fanden die Isopoden stets zu einer Reizquelle hin (Abb. 23a), und zwar liefen sie entweder sofort auf einen der Schirme zu, oder aber sie orientierten sich zunächst nach zwei Schirmen. Im letzteren Falle bewegten sie sich anfangs annähernd auf der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie der beiden Schirme, um sich bei einem Winkel von 180° für eine der beiden Reizquellen zu entscheiden. Die Spuren 2 und 7 der Abb. 23a lassen erkennen, daß bei

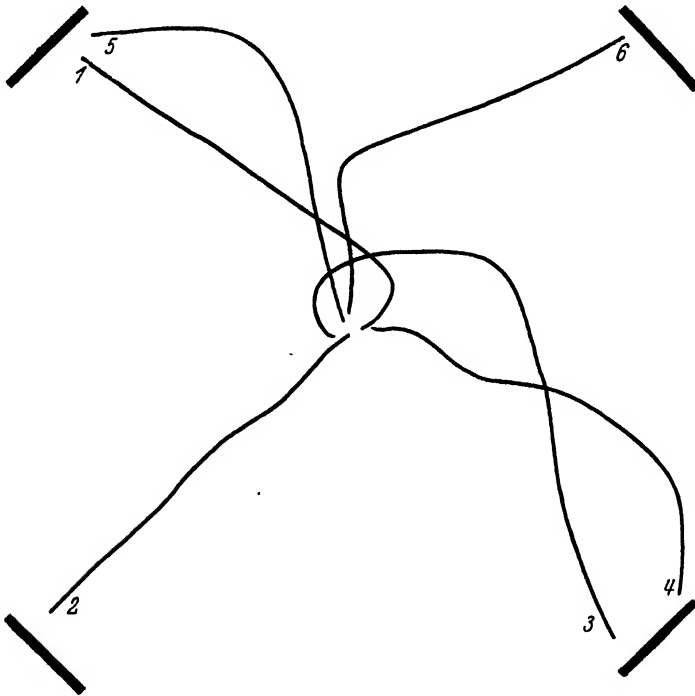


Abb. 23 b.

Erklärung auf S. 225.

diesen Versuchen zuweilen die Pendelbewegungen vor der Entscheidung eine Strecke weit mit dem ganzen Körper ausgeführt wurden, indem das Tier sich bei seiner Lokomotion bald diesem, bald jenem Schirm zuwandte und dadurch eine Zickzacklinie zurücklegte.

Daß es sich bei diesen Lokomotionen um telotaktische Reaktionen handelt, ist bei Berücksichtigung der phototaktischen und der bisherigen skototaktischen Versuche nicht mehr zweifelhaft und bedarf daher keiner weiteren Begründung.

Um nun nachzuprüfen, ob auch tatsächlich durch die Holzplatte die von den Lampen ausgehende Wärme soweit ausgeschaltet war, daß sie die Lokomotion der Tiere nicht beeinflußte, nahm ich eine andere Versuchsanordnung vor: Ich stellte jetzt die Schirme vor die Ecken des Versuchsfeldes, so daß die Tiere, um zur Reizquelle gelangen zu können, über die Stellen laufen mußten, unter denen sich die Glühbirnen befanden. Abb. 23 b zeigt, daß die Bewegungsbahnen nicht durch irgendeine Wärmewirkung gestört wurden, denn auch diesmal endeten die Spuren stets in der Nähe der schwarzen Orientierungsflächen. Wurden dagegen sämtliche vier Schirme vom Versuchsfeld entfernt, so zeigte derjenige *Porcellio*, der bei dem durch Abb. 23 a und b wiedergegebenen Experimenten verwandt worden war, ein völlig ungerichtetes Verhalten (Abb. 23 c), ein weiterer Beweis dafür, daß die zuvor ausgeführten Wege allein auf der Orientierung nach den Schirmen beruhten.

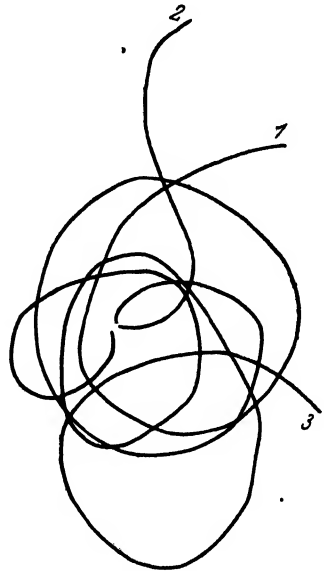


Abb. 23 c.

Abb. 23. *Porcellio*, photonegativ: a vier Schirme stehen in den Kantenmitten des Versuchsfeldes, b vier Schirme stehen vor den Ecken des Versuchsfeldes, c Versuch ohne Schirme. (a bis c dasselbe Tier.)

b) Einseitig geblendete Tiere.

Im Zweilichterversuch hatte sich die photopositive Assel nach einseitiger Blendung ebenso verhalten wie ein intaktes Individuum; und genau so führte einseitige Blendung bei der photonegativen Assel im Vierschirmversuch keine Änderung herbei. Sie richtete sich also entweder sofort nach einer Reizquelle oder aber zunächst nach zweien, um sich erst später für einen Schirm zu entscheiden. Eine Bevorzugung der jeweils auf der ungeblendeten Körperseite befindlichen Orientierungsfläche war in beiden Fällen nicht zu beobachten. Wie im Zweilichterversuch, so konnte es also auch hier vorkommen, daß sich der Isopode im Entscheidungspunkt zur geblendeten Seite hinwandte (Abb. 24 a, Spur 7 und 9). Es mußte also ein, wenn auch schwacher Reiz von diesem dann bevorzugten Schirm ausgehen, da eine solche Wendung zur geblendeten Seite sonst völlig unerklärlich wäre. Ich betonte zwar, daß für die Assel ein Schirm wahrscheinlich einen geringeren Reizwert als eine Lichtquelle besitzt, doch wird dieser Unterschied hier offenbar dadurch

wettgemacht, daß das Tier im Entscheidungspunkt näher an der Reizquelle ist als im Zweilichterversuch; denn während die Assel dort je 30 cm von den Lampen entfernt war, betrug ihr Abstand hier nur je 24 cm.

Wenn nun die Schirme vor die Ecken des Versuchsfeldes gestellt wurden, so orientierte sich das einseitig geblendete Tier nie mehr nach zwei Schirmen gleichzeitig, sondern stets nur nach einem einzigen Schirm, während die intakte Assel sich ebenso oft zu Beginn der Lokomotion nach zwei Reizquellen gerichtet hatte (s. Abb. 24b und 23b).

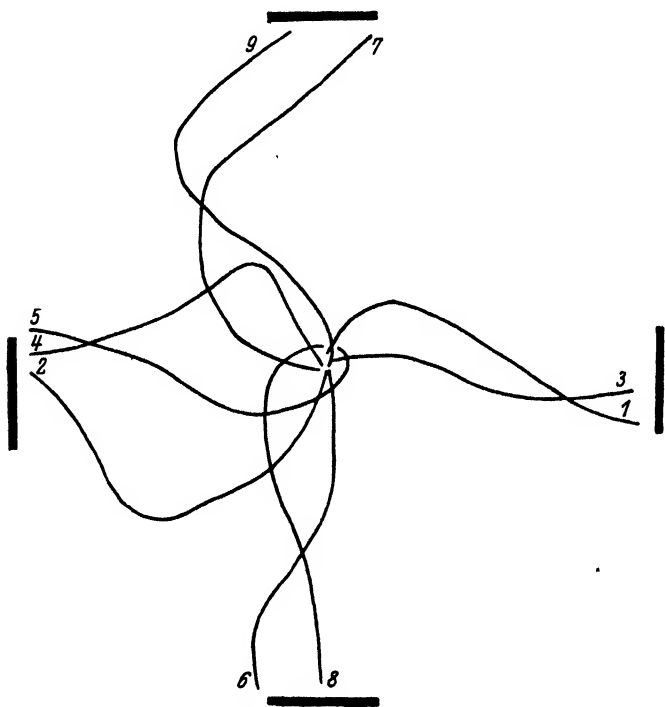


Abb. 24a. Erklärung siehe S. 227.

An der Anordnung der Schirme allein konnte das Fehlen eines Laufens in der Mittelsenkrechten nicht liegen, sondern es konnte nur durch die Ausschaltung des einen Auges veranlaßt worden sein. Durch die jetzige Versuchsanordnung wurde die Entfernung vom Startpunkt zu den beiden Reizquellen von 32 cm auf je 42 cm vergrößert, und dadurch wurden für das auf dem Startpunkt befindliche Tier die Reizintensitäten vermindert. Infolgedessen möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß der Schirm, der auf der geblendeten Seite stand, für die Assel überhaupt keinen Reizwert mehr besaß; das Tier vermochte also nicht, sich nach ihm zu orientieren. Daraus folgt weiter, daß der einseitig geblendete *Porcellio*

sich in diesem Fall von Anfang an nur nach einem Schirm richten konnte, sich deshalb auch nicht in der Mittelsenkrechten vorwärtsbewegte, da diese Bahn eine Fixierung von zwei Reizquellen voraussetzt.

In den Skototaxisversuchen orientieren sich also die Isopoden in derselben Art und Weise, wie es bei der rein phototaktischen Reaktionsweise photopositiver Asseln der Fall ist. Es handelt sich also um eine ausgesprochene Fixierreaktion. Wir gelangten zu dieser Erkenntnis

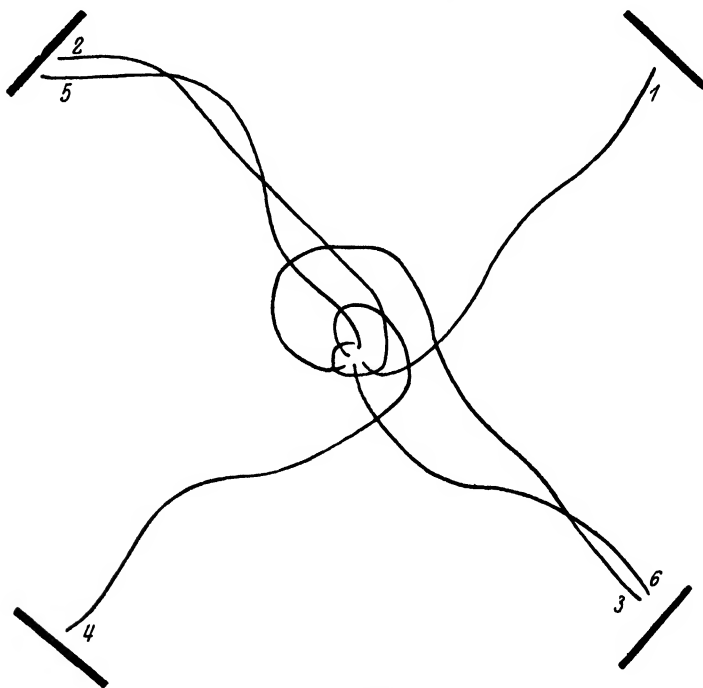


Abb. 24 b.

Abb. 24. *Porcellio*, rechts geblendet, photonegativ: im Vierschirmversuch. Versuchsanordnung in a und b wie in Abb. 23 a bzw. b.

durch die Feststellung, daß bei beiden Orientierungsarten im Prinzip stets die gleichen Bewegungsbahnen auftraten, gleichgültig, ob wir bei den Versuchen intakte oder einseitig geblendete Tiere benutzten, und ob wir sie einer oder mehreren Reizquellen gegenüberbrachten.

6. Im Versuch mit einer Lichtquelle und einem Schirm.

Meine zu Beginn der Ausführungen aufgestellte Behauptung, daß die positive Skototaxis nicht identisch ist mit der negativen Phototaxis, bedarf noch eines Beweises, der durch die Darstellung der folgenden Versuche gegeben werden soll. Die Anordnung war hier eine ähnliche

wie bei den Phototaxisversuchen, nur wurden an Stelle der schwarzen Wände weiße um den Tisch herum angebracht, und neben einer 40 Watt-Lampe wurde noch ein schwarzer Schirm als zweiter Orientierungspunkt aufgestellt. Von den Tieren wurden nur solche zu den Untersuchungen herangezogen, die gut skototaktisch reagierten.

Standen sich Schirm und Licht auf den Schmalseiten des Versuchsfeldes gegenüber, so endeten die Bewegungsbahnen des *Porcellio* nicht immer am Schirm, bei dem wiedergegebenen Spurbild (Abb. 25) sind es z. B. von 12 Spuren nur 5. Wurde nun die Lampe an ihrem Ort belassen, der Schirm aber in der Mitte einer Längsseite gestellt, so war folgendes zu beobachten: das Tier lief entweder von der Lichtquelle weg, ohne sich in seiner Richtung von dem Schirm beeinflussen zu lassen, oder es bewegte sich auf den Schirm zu, oder aber die Bewegungsbahn verlief zwischen den beiden angegebenen Richtungen, bald dieser bald jener genähert (z. B. Abb. 26).

Wenn nun das photonegative Tier stets die dunkelste Stelle seines Gesichtsfeldes zu erreichen suchen würde, oder mit anderen Worten, wenn negative Phototaxis und positive Skototaxis identisch wären, dann müßten wir verlangen, daß die Lokomotion des Tieres in beiden Versuchen zum Schirm hin erfolgte; denn er stellte bei weitem den dunkelsten Punkt des Versuchsfeldes dar. Da diese Reaktion aber durchaus nicht jedesmal eintrat, muß es sich hier um zwei verschiedene, wenn auch nahe verwandte Orientierungsarten handeln.

Wenn in den Versuchen, bei denen beide Reize dem Tier dieselbe Richtung vorschrieben, der größte Teil der Spuren nicht zum Schirm verlief, so kann es unmöglich daran gelegen haben, daß das Tier diesen Reiz nicht erkennen konnte, lief es doch oft in unmittelbarer Nähe am Schirm vorbei. *Porcellio* muß hier vielmehr lediglich von der negativen Phototaxis geleitet worden sein. Bei den fünf am Schirm endenden Spuren läßt sich nicht entscheiden, ob das Tier die dunkelste Stelle seines Horizontes als Marschrichtungspunkt gewählt hatte, oder ob es lediglich der negativen Phototaxis folgte. Auch in den nächsten Versuchen, bei denen die beiden Reizrichtungen senkrecht zueinander standen (Abb. 26), läßt sich es nicht genau festlegen, ob die zum Schirm hinfindenden Spuren 4 und 7 rein skototaktische Reaktionen darstellen, da ja auch bei alleiniger Wirkung der Lichtquelle derartige Startwinkel auftraten; jedoch liegt es auf Grund der gerade verlaufenden Lokomotion viel näher, in ihnen eine reine Fixierbewegung auf den Schirm hin zu sehen. Daß die Spuren 3 und 5 auf die negative Phototaxis zurückzuführen sind, ist wohl ohne weiteres einleuchtend, während die Spuren

1, 2, 6 und 8 als Interferenzerscheinungen aufzufassen sind, indem das Tier beiden Reizen gleichzeitig folgte. Der Einfluß des Schirms auf die Orientierung wird dadurch kenntlich, daß fast sämtliche Bahnen nur in der Hälfte des Versuchsfeldes verlaufen, auf der sich die schwarze Orientierungsfläche befindet, während die andere Hälfte im allgemeinen

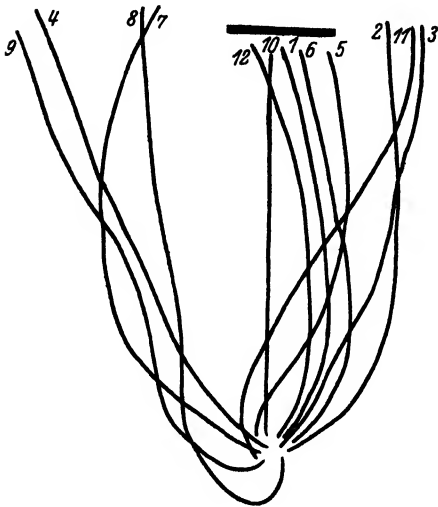


Abb. 25.

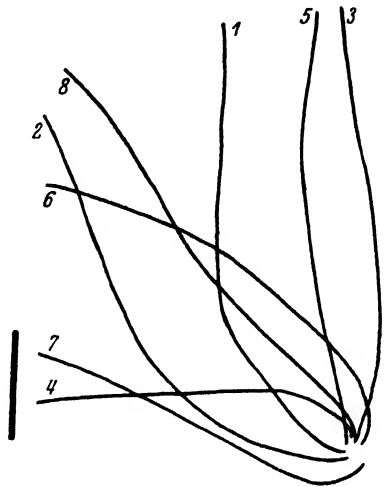


Abb. 26.

Abb. 25. *Porcellio*: im Versuch mit einem Schirm und einem Licht, die sich gegenüberstehen.

Abb. 26. *Porcellio*: im Versuch mit einem Schirm und einem Licht, deren Reizrichtungen aufeinander senkrecht stehen.

nicht aufgesucht wurde. Niemals aber wurde ein Startwinkel von mehr als 20° zu jener anderen Seite des Versuchsfeldes beobachtet, so daß die Wahrscheinlichkeit wächst, man habe es bei den Spuren 4 und 7 der Abb. 26 mit reiner Skototaxis zu tun.

Dieses Verhalten von *Porcellio* bei Reizung mit einer Lichtquelle und einem Schirm steht nach den Untersuchungen von v. BUDDENBROCK (1919) an *Helix* und BIERENS DE HAAN (1921) an *Littorina* in

einem gewissen Gegensatz zu dem Verhalten der Schnecken, die bei der Gegenüberstellung von Licht und Schirm sich stets nach dem letzteren richteten. Während also die positive Skototaxis bei den Isopoden meistens von der negativen Phototaxis überdeckt wird, wird sie bei den Schnecken nicht durch diese gestört.

(Weiteres betrifft negativer Phototaxis und positiver Skototaxis sowie ihrer Interferenzen siehe in einer demnächst erscheinenden Arbeit von ALVERDES über dekapode Krebse.)

V. Zusammenfassung.

1. *Oniscus asellus* besitzt zwei Facettenaugen mit je 19 Ommatidien. Sein Gesichtsfeld schließt jederseits in der Vertikalen einen Winkel von 125° und in der Horizontalen von 175° ein, wobei die Achse des hintersten Ommatidium einen Winkel von 160° mit der Medianebene des Kopfes bildet (Abb. 1, 3 und 4).

2. Im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung bewegt sich ein und derselbe *Oniscus* sowohl im intakten wie im einseitig geblendeten Zustand bald auf einer Geraden, bald auf einer nach rechts und bald nach links gebogenen Bahn. Die Abweichung von der Geraden kann nur durch rein zentral bedingte asymmetrische Erregungen der beiden Körperseiten hervorgerufen werden (Abb. 5 und 10).

3. Bei horizontaler Einwirkung einer einzigen Lichtquelle treten beim photonegativen *Oniscus* lediglich auf das Licht bezogene Fluchtbewegungen auf, die durch keine der von KÜHN aufgestellten Reaktionstypen erklärt werden können. Das einseitig geblendete Tier verhält sich einem Licht gegenüber ebenso wie das intakte (Abb. 11 und 13).

4. Der photopositive *Oniscus* führt einer Lichtquelle gegenüber Fixierbewegungen aus, bei denen sowohl das intakte wie auch das einseitig geblendete Tier die Reizquelle erreichten (Abb. 12 und 14).

5. Im Zweilichterversuch zeigt der intakte und der einseitig geblendete photonegative *Oniscus* dieselben auf die Reizquelle bezogenen Fluchtbewegungen wie bei einer einzigen horizontal wirkenden Lichtquelle (Abb. 17 und 19).

6. Der photopositive *Oniscus* läuft, vor zwei Lichter gesetzt, entweder sofort mehr oder weniger geradlinig auf eine der beiden Reizquellen zu, oder aber er bewegt sich anfänglich in der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie zweier Lichter, um dann bei einem Entscheidungswinkel von ungefähr 180° auf eines zuzulaufen. Beide Bewegungsbahnen können als Fixierreaktionen aufgefaßt werden: im ersten Fall wird von Anfang an nur eine Lichtquelle fixiert, im zweiten Fall zunächst beide,

und dann erst erfolgt im Entscheidungspunkt eine Wendung zu einer der beiden Lichtquellen. Auch für das einseitig geblendete Tier bestehen im Zweilichterversuch diese beiden Möglichkeiten; nach Ausführung des Laufes in der Mittelsenkrechten kann sich ein solches Tier auch für dasjenige Licht entscheiden, welches nach der Seite des geblendeten Auges gelegen ist (Abb. 18 und 20).

7. Bewegt sich *Porcellio* oder *Oniscus* in photonegativem Zustand auf einen schwarzen Schirm zu, dann beruht diese Lokomotion ebenfalls auf einer Fixierreaktion; denn er findet auch nach Ausschaltung eines Receptors die Reizquelle (Abb. 21 und 22).

8. Im Vierschirmversuch orientiert sich der photonegative *Oniscus* und ebenso *Porcellio* analog dem photopositiven *Oniscus* im Zweilichterversuch. Auch er richtet sich entweder nur nach einem Schirm oder aber zunächst nach zweien, um sich erst später bei einem Entscheidungswinkel von ungefähr 180° einem einzigen zuzuwenden. Bei geeigneter Versuchsanordnung legt auch der einseitig geblendete *Porcellio* beide Bewegungsbahnen zurück, ohne einen Schirm zu bevorzugen (Abb. 23 und 24).

9. Bietet man einem *Oniscus* oder *Porcellio* im photonegativen Zustande zugleich eine Lichtquelle und einen schwarzen Schirm zur Orientierung, so richtet er sich entweder nach dem Schirm oder nach dem Licht, oder aber es treten Interferenzerscheinungen auf, indem das Tier sich nach beiden Reizen gleichzeitig orientiert. Negative Phototaxis und positive Skototaxis sind also zwei verschiedene Reaktionstypen. Bei meinen Versuchen folgten die Asseln häufiger der ersteren als der letzteren.

10. Die gewonnenen Ergebnisse stehen mit der Angabe A. MÜLLERS (1925), daß die Lichtorientierung der Landasseln tropotaktisch im Sinne von KÜHN (1919) erfolge, nicht im Einklang.

Literaturverzeichnis.

- ABBOTT, CH. H., 1918: Reactions of land isopodes to light. Journ. of exp. Zool. 27, 193—246.
- ALVERDES, F., 1930: Tierpsychologische Analyse der intracentralen Vorgänge, welche bei dekapoden Krebsen die lokomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 137.
- BIERENS DE HAAN, J. A., 1921: Phototaktische Bewegungen von Tieren bei doppelter Reizquelle (Versuche an Littorinen und Daphnien). Biol. Centralbl. 41, 395—413.

- v. BUDDENBROCK, W., 1915: Die Tropismentheorie von J. LOEB. Ein Versuch ihrer Widerlegung. Biol. Centralbl. 35, 481—506.
- 1917: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akademie d. Wiss. Math.-Naturw. Klasse, B. Bd. 8.
- 1919: Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. 37, 313—360.
- 1922: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abt. Helgoland. 15, 1—19.
- 1928: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin.
- und SCHLIEFER. 1926: Kritische Bemerkungen zur Arbeit A. MÜLLERS: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Zool. Anz. 67, 88—102.
- BOHN, G., 1905: Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. Institut général psychologique. Mémoires I. Paris.
- DAHL, FR., 1916: Die Asseln oder Isopoden Deutschlands. Jena.
- FRAENKEL, G., 1927: Phototropotaxis bei Meerestieren. Naturwissensch. 15, 117—122.
- GRENACHER, 1879: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.
- HERTER, K., 1926: Versuche über die Phototaxis von Nereis diversicolor. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 4, 103—141.
- 1929: Reizphysiologie und Wirtsfindung des Fischegels *Hemiclepsis marginata*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 8, 391—444.
- 1929: Studien über Reizphysiologie und Parasitismus bei Fisch- und Entenegehn. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturforsch. Freunde.
- JUST, G., 1927: Untersuchungen über Ortsbewegungsreaktionen. 1. Das Wesen der phototaktischen Reaktion bei *Asterias rubens*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 5, 247—282.
- KÜHN, A., 1919: Orientierung der Tiere im Raum. Jena.
- 1926: Phototropismus und Phototaxis der Tiere. Handb. d. norm. u. path. Physiol. 12.
- LAMMERT, 1926: Über Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten sowie über Licht- und Schwerkraftsreaktionen der Schmetterlingsraupen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3, 225—278.
- LOEB, J., 1913: Die Tropismen. WINTERSTEINS Handbuch d. vergl. Physiol. 4.
- MÜLLER, A., 1926: Über Lichtreaktionen von Landasseln. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3. 113—144.
- MÜLLER, H. L. H., 1924: Die Lichtreaktionen von *Julus fallax* und *Polydesmus complanatus*. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. und Physiol. 40, 399—488.

Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* Müll.

Von

Annemarie Colley.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 39 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht,

	Seite
I. Einleitung	234
II. Material und Methode	234
III. A. Untersuchungen an kleinen Teilstücken	236
1. Typische Regeneration	236
a) Kopfgeneration	237
b) Schwanzregeneration	240
2. Atypische Regeneration	343
a) Einfache Mißbildungen	245
b) Doppelbildungen	247
c) Heteromorphosen	248
B. Untersuchungen an experimentell erzeugten überzähligen Regeneraten größerer Teilstücke	250
1. Versuchsanordnungen und Bau der überzähligen Regenerate	250
a) Irreguläre Regenerate in der Frontalebene	256
aa) Doppelanlagen	256
bb) Einzelanlagen	262
cc) Zusatz [α] Beschreibung dreischwänziger Würmer und β) eines Tieres, dessen Komponenten um 180° gedreht waren]	268 272
b) Irreguläre Regenerate in der Sagittalebene	273
2. Determinationsexperimente an Regeneraten von Tieren mit lateralen Einzelanlagen	285
IV. Anhang: Über Veränderungen des Chloragogen Gewebes	295
V. Zusammenfassung der Ergebnisse	298
Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen	300
Literaturverzeichnis	300

I. Einleitung.

Lumbriculus ist schon vielfach Gegenstand von Regenerationsuntersuchungen gewesen, da er in hohem Grade fähig ist, verlorengegangene Körperabschnitte wieder zu ersetzen. Aus diesem Grunde wurde er auch für die vorliegende Arbeit herangezogen, deren ursprüngliche Aufgabe es war, isolierte Stücke von sehr geringem Umfang in bezug auf ihr Regenerationsvermögen zu prüfen. Zugleich sollte festgestellt werden, ob sich in ihrem Verhalten wesentliche Unterschiede zu dem größerer Teilstücke ergeben würden. Aus den Mitteilungen anderer Autoren war schon früher bekannt, daß hier auffallend viel atypische Formen gebildet werden können, was sich auch bei meinen Experimenten wieder bestätigte. HYMAN setzte das Auftreten der verschiedenen atypischen Regenerate in Beziehung zu der Körperregion, aus welcher die regenerierenden Abschnitte stammten. Vordere Segmente sollten danach eine ausgesprochene Neigung zur Kopfbildung, die in der hinteren Körperhälfte liegenden dagegen die zur Schwanzbildung aufweisen. In der Mitte befindliche Segmente zeigten dann alle möglichen Übergänge zwischen beiden Extremen. Durch meine Versuche konnte jedoch nachgewiesen werden, daß solche Unterschiede auch sehr stark vom Größenfaktor der einzelnen Teilstücke abhängig sind, und in derselben Körperregion nebeneinander vorkommen können. Dies führte zu dem Wunsch, die Frage nach den Gesetzmäßigkeiten bei der Entstehung von Regeneraten noch von einer zweiten Seite her anzuschneiden. Der Weg hierzu war das Hervorrufen überzähliger Regenerate an einer beliebigen Stelle des Wurmkörpers, was zum erstenmal K. v. HAFNER gelang, der seitliche Vorderenden experimentell erzeugen konnte. Die verschiedenen Arten der irregulären Neubildungen sind im zweiten Teil meiner Arbeit beschrieben, wobei die Frage nach ihrer Determination zuerst nur soweit berücksichtigt wurde, als die Entstehungsweise der Regenerate damit zusammenhing. Der letzte Abschnitt endlich behandelt alle weiteren Versuche, welche nach dieser Richtung hin ausgeführt worden sind.

II. Material und Methode.

Für meine Untersuchungen wurde stets möglichst frisches Material verwendet, das sich sehr gut in größeren Aquarien aufbewahren ließ. Selbst nach den Wintermonaten konnten keinerlei Schädigungen an solchen Würmern bemerkt werden. Die Aquarien waren etwa bis zur Hälfte mit Schlamm- und Pflanzenresten gefüllt, das Wasser darin wurde einige Male, doch nicht allzuoft erneuert.

Operierte Tiere wurden in Petrischalen von 4—5 cm Durchmesser und 2—3 cm Höhe gehalten, welche mit kleinen Glasscheiben zugedeckt waren. Durchschnittlich einmal am Tag wechselte ich das Wasser dieser Gefäße.

Kleinere Wurmstücke lebten während der ersten 3 Tage nach der Operation in reinem Wasser, das in dieser Zeit täglich mehrfach erneuert wurde. In Zerfall befindliche Segmente wurden dabei stets sorgfältig entfernt. Erst später setzte ich etwas Schlamm hinzu, jedoch nicht viel mehr als nötig war, um den Boden des Gefäßes gerade eben zu bedecken, damit das Auffinden der kleinen Teilstücke nicht allzusehr erschwert war. Diese dünne Bodenschicht wurde häufig erneuert.

Größere Wurmstücke ließen sich dagegen niemals länger als 12 Stunden gut in Schalen aufbewahren, die nichts weiter als Wasser enthielten. Während nämlich isolierte Fragmente in der ersten Zeit bewegungslos sind, kriechen die größeren Tiere, solange es ihnen irgend möglich ist, fortwährend umher, da sie anscheinend keinen Ruhepunkt auf dem Glasboden der Gefäße finden können. Hierdurch sind sie bald sehr geschwächt und zerfallen meist schon nach einigen Tagen. Sie halten sich jedoch eine recht lange Zeit hindurch frisch, wenn man ihnen einen Unterschlupf bietet, den sie auch in der freien Natur bevorzugen. Deshalb wurde immer ein loses Geflecht von Pflanzenfasern in die Schalen gelegt, in welchem sich die Würmer auch sehr rasch verkrochen. Häufig war außerdem nur noch reines Wasser vorhanden, weil sich das Einbohren in Schlamm sowie ein Füllen des Darmes mit Schlammpartikelchen bei manchen Experimenten als sehr unzuverlässig herausstellte. Gewöhnlich aber setzte ich noch ein wenig feinen organischen Detritus hinzu. Nahrungsreste wurden stets entfernt.

Die Operation selbst führte ich mit einer scharf geschliffenen Lanzett-nadel unter der Lupe aus. Die Tiere befanden sich dabei auf einer ebenen Glasplatte, von der möglichst jede Flüssigkeit durch eine Pipette abgesaugt wurde. Bei der Isolierung nur weniger Segmente (Teil A) gelangten lediglich Querschnitte in Anwendung. Häufig teilte ich etwas umfangreichere Abschnitte nach 24 Stunden noch einmal, damit die beiden so entstehenden Teilstücke jeweils nur eine einzige Wundfläche zu verschließen hatten, eine Methode, die meines Wissens von MORGULIS (1907) zum erstenmal angewandt wurde. Die Schnittführung zur Erzeugung überzähliger Regenerate an der Längsachse des Körpers wird erst in dem betreffenden Text genauer beschrieben werden (Teil B).

Als Betäubungsmittel gelangte sogenanntes Chloroformwasser zur Verwendung, dessen Rezept von JOEST (1897) angegeben worden ist. Teilweise verdünnte ich diese Lösung von zehn Tropfen Chloroform in 100 ccm Aqua dest. auch noch etwas stärker mit Wasser. Die Würmer wurden einige Sekunden in diese Flüssigkeit gebracht, bis sie bewegungslos waren. Bei starker Konzentrationsänderung oder ein wenig längerer Einwirkung des umgebenden Mediums werden zwar manche Schädigungen hervorgerufen, z. B. bluten die Tiere häufig sehr stark, trotzdem wird diese Behandlung noch recht gut vertragen, wenn sie die angegebenen Grenzen nicht allzusehr übersteigt. Kontrolltiere, welche zu keinen weiteren Versuchen benutzt wurden, erholten sich in Leitungswasser sehr rasch wieder und ließen keinerlei Nachwirkungen erkennen. Operierte Würmer verhalten sich ähnlich. Allerdings schien es bei der Herstellung kleinster Teilstücke, als ob sich der Prozentsatz der entstehenden Mißbildungen durch die Behandlung mit Chloroformwasser wesentlich erhöhte. Obwohl dieser Befund

sehr gut auch ein zufälliges Ergebnis sein konnte, mußte eine solche Fehlerquelle doch für viele Untersuchungen vermieden werden. Daher verwendete ich zur Isolierung wenigsegmentiger Stücke nur im Anfang das Betäubungsmittel und unterließ es dann bald. Die kompliziertere Schnittführung in Teil B aber konnte stets nur an chloroformierten Tieren ausgeführt werden.

Die Lebendbeobachtungen geschahen mit Hilfe einer schwachen Mikroskopvergrößerung, eines Binokulars oder einer Lupe. Als ganz besonders geeignet erwies sich hierfür die binokulare Präparierlupe von LEITZ.

Konservierungen wurden mit erwärmten Flüssigkeiten vorgenommen, am besten mit »Susa« oder ZENKERSchem Gemisch unter Zusatz von etwas Eisessig.

III.

A. Untersuchungen an kleinen Teilstücken.

1. Typische Regeneration.

Für die Untersuchungen an kleinen Teilstücken galt es als erstes festzustellen, bei welcher Mindestzahl von Segmenten ein isolierter Körperabschnitt noch lebens- und regenerationsfähig ist. Es zeigte sich, daß Stücke von einem einzigen Segment und darunter niemals lebensfähig waren. Dagegen konnten einige von ein bis zwei, ja sogar schon von 1,2 Segmenten existieren und wiesen deutliche Regenerate auf. Den Abschnitten aus nur einem Körperring gelang es zwar in vielen Fällen, die Wunden durch Zusammenziehen der Wundränder zu verschließen, aber sie gingen stets im Laufe weniger Stunden zugrunde. Selbst in einer isotonischen Ringerlösung war es nicht möglich, sie länger als 48 Stunden am Leben zu erhalten. Besonders bemerkenswert ist ein Teilstück, das aus zwei halben, ziemlich großen Segmenten bestand, das Dissepiment lag ungefähr in der Mitte. Dieses Fragment lebte 2—3 Tage in reinem Wasser. Der auffallende Unterschied zwischen einsegmentigen Teilstücken und solchen aus nur 1,2 Segmenten scheint darin seine Ursache zu haben, daß in einem einzigen Körperring die zu den Lebensprozessen notwendigen Organe nicht mehr in genügender Weise vorhanden sind, erstreckt sich doch ein vollständiges Nephridium noch in ein zweites Segment hinein. Bei Teilstücken von etwas mehr als einem Segment ist anscheinend die Möglichkeit zu einem einigermaßen ausreichenden Ablauf der wichtigsten Lebensfunktionen schon in etwas höherem Maße gegeben. Die Angaben von MÜLLER und MORGULIS — ein einziger Körperring hätte Regenerate gebildet — konnte ich also nicht bestätigen, indessen ist vielleicht die Annahme berechtigt, daß es sich vielfach um einige Bruchteile mehr als ein Segment gehandelt haben könnte, was manche Zeichnungen MÜLLERS zu bestätigen scheinen.

Auch bei etwas umfangreicheren Stücken ist die Sterblichkeit noch außerordentlich groß, wie schon MÜLLER (1908) angibt, und nach meinen Erfahrungen nimmt sie immer mehr zu, je kleiner die Segmentzahl wird. Daher war es aus praktischen Gründen oft vorteilhafter, mit größeren Abschnitten zu arbeiten, und ich wählte einen Spielraum bis zu 10 Segmenten. Ferner beschränkte ich mich mehr und mehr auf Stücke aus der vorderen Körperhälfte. Mit dieser Angabe sind größere Segmente von einigermaßen dunkler Färbung gemeint. Eine solche Festlegung ist vor allem für die Periode der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wichtig, wo in übereinstimmenden Körperregionen sehr starke Differenzen im Ausbildungsgrad der einzelnen Segmente vorhanden sein können, selbst wenn die Tiere von gleicher Länge sind. Da der Kopf und die 8 ersten andersgestalteten Segmente auch bei meinen Experimenten niemals am Leben erhalten werden konnten, wählte ich die Region vom 9. Segment, das nach den Überlegungen v. HAFNERS jeweils das älteste im Wurmkörper ist, bis ungefähr zum 60. Körpersegment. Nur wo es sich als notwendig erwies, wurde die Grenze enger gezogen oder darüber hinausgegangen, bei durchschnittlich 4—5 cm langen Würmern jedoch niemals viel weiter als etwa bis zum 120. Segment. Die noch mehr aboral gelegenen Körpersegmente waren für meine Zwecke recht ungeeignet, weil sie eine zu geringe Regenerationsfähigkeit besitzen. MORGULIS hat an größeren Würmern nachgewiesen, daß das Schwanzende weniger regenerationsfähig ist. Für isolierte Stücke gilt dasselbe, wie später gezeigt werden wird, hier geht dies allmählich sogar soweit, daß kleinste Teilstücke, etwa vom 140. Segment ab, überhaupt nicht in der Lage sind, ein Regenerat hervorzubringen. Da es ihrer Kleinheit wegen außerordentlich schwer ist, einzelne Körpersegmente der genannten Region zu isolieren, so mußte ich mich damit begnügen, Stücke von etwa 5 bis 10 Segmenten herzustellen, von denen immerhin einige die Operation überdauerten. Sie lebten oft 4—6 Wochen lang, brachten es aber lediglich zu geringen Wundverschlüssen, ohne jemals ein Kopf- oder Schwanzregenerat auszubilden. Eine ähnliche Angabe macht MORGULIS (1911) für *Podarke* und v. WAGNER (1900) auch für größere Teilstücke von *Lumbriculus*. Aus den genannten Gründen wurden diese jüngsten Regionen für die meisten meiner Untersuchungen vollständig ausgeschlossen.

a) Kopfregeneration.

Zu den normalen Kopfregeneraten wurden alle diejenigen gerechnet, welche einen gut ausgebildeten Kopf mit deutlichem Kopflappen besaßen, an welchen sich eine Anzahl Segmente von besonderer Gestalt anschließt. Solche Tiere waren immer in der Lage, Nahrung aufzunehmen. Die ganzen Bewegungen der Vorderenden drückten deutlichen Kopfcharakter aus. Allerdings ist die Zahl der ersten Segmente verschieden. Auch bei größeren Würmern ist dieser Punkt ungeklärt, weil die Autoren sehr voneinander abweichende Angaben darüber machen. Bei meinen Zählungen war im Gegensatz zu den kleinsten Teilstücken an den regulären Kopfregeneraten größerer Würmer eine konstante Zahl festzustellen, und ich möchte mich den

Ausführungen v. HAFNERS (1927) anschließen, welcher angibt, daß gewöhnlich 7 borstentragende und ein borstenfreies Segment außer dem Kopf gebildet werden. Ebenso lassen viele Kopfregerate isolierter Fragmente diese Segmentzahl mehr oder weniger klar erkennen. Daneben aber kommen auch solche vor, die aus dem Kopf und nur 3—5 Segmenten bestehen. Hierbei soll betont werden, daß immer ganz frisches Material zu den Versuchen benutzt wurde, was v. HAFNER für unerlässlich hält. Es ist nicht möglich, die Ursache für solche Schwankungen bestimmt anzugeben, denn einmal nimmt die Tendenz hierfür zu, wenn die Größe der regenerierenden Abschnitte auf durchschnittlich 2—4 Segmente herabgedrückt wird, wobei es sich um Stücke von jedem Körperriveau handeln kann. Ferner aber werden die kürzeren Kopfregerate auch dann besonders häufig gebildet, wenn die Teilstücke dem sehr wenig regenerationsfähigen Hinterende entstammen. Hier zeigen selbst solche von sieben bis zehn Körperringen öfters die kurzen Vorderenden. Mangel an Regenerationsvermögen oder die Nähe des aboralen Poles könnten dabei die orale Regeneration beeinflussen haben, indessen fallen diese beiden Erklärungen im erstgenannten Falle fort, zum mindesten, wenn die Bruchstücke von 2 bis 4 Segmenten aus der vorderen Körperhälfte herausgeschnitten wurden. In einem späteren Abschnitt wird gezeigt, daß die Teile der oralen Partien in bezug auf das Hervorbringen von Hinterenden sehr regenerationsfähig sind. Unter ihnen erzeugen wieder die Fragmente vom geringsten Umfang (1—5 Segmente) im Verhältnis die meisten Schwanzsegmente. Trotzdem besaßen solche Bruchstücke daneben vielfach die Tendenz, die wenigsegmentigen Kopfregerate zur Entwicklung zu bringen. Immerhin scheint es nicht ausgeschlossen, daß eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit die Bildung dieser Vorderenden noch weiter unterstützt, wie die Beobachtungen an den Teilstücken der hinteren Körperregionen zu zeigen scheinen.

Neben diesem Punkt erschien es wichtig festzustellen, in welchen Zeiträumen die Kopfregerate bei isolierten Stücken vollständig ausgebildet sind, denn die hierüber bestehenden Angaben weichen stark voneinander ab. Nach den Untersuchungen v. WAGNERS (1900) findet die Kopfregeneration größerer Wurmstücke mit der Ausbildung des Kopfklappens ihr Ende (organogenetische Periode v. WAGNERS). Da dieser auch bei isolierten Körperringen anscheinend zuletzt sichtbar wird, wählte ich für meine Angaben den Termin, an welchem das Kopfsegment bereits einen gut ausgebildeten Kopfklappen besaß.

Der erste deutliche Ansatz zu einem neuen Kopf wurde bei meinen Untersuchungen am zweiten bis dritten Tag nach der Operation sichtbar. In dieser Zeit ist der orale Gewebekegel durchschnittlich etwas größer als der aborale, was sich aber schon am vierten oder fünften Tag auszugleichen beginnt. Bis zur vollständigen Ausbildung des Kopfes vergeht dann bei den einzelnen Teilstücken eine verschieden lange Zeitspanne, doch war nicht zu ermitteln, durch welchen Faktor diese Differenzen zustande kommen. Die Schwankungen bezogen sich auf alle oralen Regenerate, nicht etwa, daß die vorher erwähnten kürzeren Vorderenden sich rascher entwickelten als die anderen.

Tabelle 1.

Sommer:				Winter:			
Gesamtzahl:	Kopfregerat ausgebildet nach			Gesamtzahl:	Kopfregerat ausgebildet nach		
	6—7 Tg.	8—9 Tg.	10—23 Tg.		7(8)—8 Tg.	9—10 Tg.	11—24 Tg.
31	6	17	8	36	8	17	11
	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$

Aus Tabelle 1 ersieht man, daß ungefähr die Hälfte aller Kopfregerate im Sommer nach 8—9 Tagen, im Winter nach 9—10 Tagen ausgebildet ist, ein Viertel schon 1—2 Tage früher, der Rest bis zu 2 Wochen später. Vorderenden, welche in den angegebenen Zeiträumen nicht vollkommen entwickelt waren, blieben stets atypisch. Regenerate von nur 5 Tagen konnten im Gegensatz zu MORGULIS' Angaben niemals für ganz vollständig angesprochen werden, wohl aber in beiden Jahreszeiten solche von 6—7 Tagen. Daß die Regenerationszeiten bei Vorderenden längerer Wurmstücke ebenfalls großen Schwankungen unterliegen, erwähnt v. WAGNER. Er sucht die Gründe dafür einerseits in äußeren Bedingungen, von denen Wärme, guter Ernährungszustand und bedeutende Größe als regenerationsfördernde Faktoren angesehen werden, teilweise aber auch in individuellen Unterschieden zwischen den einzelnen Tieren.

Teilstücke, deren Kopfregerate schon fertig ausgebildet sind, scheinen dem Beobachter morphologisch bereits vollständigen kleinen Würmern zu entsprechen, denn das Schwanzregerat ist seiner äußeren Gestalt nach dann gewöhnlich auch als funktionsfähig anzusehen. Solche Würmchen liegen aber noch 1—2 Tage völlig bewegungslos da und rühren sich nur auf Reize hin. Sie verhalten sich also physiologisch noch wie unvollständig ausgebildete Tiere. Erst allmählich wird

das Kopfregerat zum führenden Teil, die typischen Kriechbewegungen eines Wurmes stellen sich ein, und zugleich streckt sich der alte Teil etwas in die Länge und wird schmaler. In dieser Zeit ist auch zum erstenmal Aufnahme von Nahrung zu beobachten.

Im Gegensatz dazu erscheint der orale Teil bei größeren Wurmstücken gleich führend, selbst kurz nach der Operation, vor allem wohl deshalb, weil die Beweglichkeit hier niemals in so ausgeprägtem Maße verloren wird.

b) Schwanzregeneration.

Die normale Schwanzregeneration geht gleichzeitig mit der Neubildung des Kopfes vor sich. Im Vorhergehenden wurde schon gesagt, daß die Schwanzregenerate in den ersten Tagen im allgemeinen etwas kürzer als die Kopfregerate zu sein pflegen. Bald aber wachsen sie heran und erreichen sehr oft eine größere Länge als diese. Der Afterschlitz kann sehr rasch gebildet werden und ist in diesem Fall schon zu bemerken, wenn der Regenerationskegel äußerlich noch nicht einmal segmentiert erscheint. Bei anderen Stücken aber erfolgt der Durchbruch des Darmes nach außen vielfach erst, wenn bereits ein längeres, wohl differenziertes Schwanzregenerat vorhanden ist. Beide Arten entsprechen mit hoher Wahrscheinlichkeit denjenigen, welche v. WAGNER (1906) für die Afterbildung größerer Würmer angegeben hat. Funktionsfähig wird ein Schwanzregenerat noch, bevor es vollständig ausgewachsen ist. Die einzelnen Körperringe weisen in ihrem inneren Bau keinerlei Unterschiede zu denen größerer Wurmstücke auf.

Die meisten Segmente werden in den ersten 2 Wochen angelegt und wachsen erst in der Folgezeit heran. Ungefähr einen Monat nach der Isolierung sind nur noch wenige Körperringe dazu gekommen und 2—4 Wochen später hört auch das Wachstum der angelegten Segmente auf. Im ganzen lebten die Tiere nicht viel länger als 3 Monate. Die Todesursache ist allem Anschein nach in Degenerationerscheinungen zu suchen, die sich in einer abnorm hohen Inanspruchnahme des Chloragogengewebes äußerten. Nähere Angaben darüber finden sich im Anhang zu dieser Arbeit.

An der Regeneration des Schwanzendes kleiner Teilstücke wurden zwei Gesetze der Wachstumsphysiologie nachgeprüft, welche besonders von MORGULIS untersucht worden sind. Dieser hat einmal die Regeneration größerer und kleinerer Wurmstücke miteinander verglichen. Bei derartigen Experimenten mit *Lumbriculus* verwendete er dazu teilweise sogar Abschnitte von 5—10 Segmenten. Er kommt zu dem

Ergebnis, »daß isolierte Segmente verhältnismäßig mehr als Segmentengruppen (*Podarke*) regenerieren«.

Es war natürlich von Interesse zu ermitteln, ob diese Verhältnisse sich nicht änderten, wenn nur die Variationsbreite von ein bis zehn Körperringen bestand. Zu dem Versuch sind nur Stücke aus den vorderen Körperregionen gleich langer Würmer herangezogen worden. Außerdem wurde noch auf eine beträchtliche Dunkelfärbung der einzelnen Teilstücke geachtet, weil dieses Merkmal mit Sicherheit auf ziemlich ausgewachsene Segmente hindeutet. 10 Tage nach der Operation ist schon ein gewisser Unterschied zwischen größeren und kleineren Abschnitten zu bemerken, der in Tabelle 2 zum Ausdruck kommt.

Tabelle 2.

1—4,5 Segm.		5—10 Segm.		Regenerationszeit
alter Teil in Segm.	regenerierte Segm.	alter Teil in Segm.	regenerierte Segm.	
4,5	30	10	30	10 Tage
4,5	32	10	35	
4,5	12	9	23	
4,5	20	8,5	28	
4,5	15	7	33	
4	25	7	17	
3,5	28	7	25	
3	17	6,5	35	
3	20	6	36	
3	21	6	23	
2,5	12	6	28	
2,5	23	5	27	
2,5	12	5	23	
2	17	5	25	
1,5	5	5	22	
50 Segm.	289 Segm.	103 Segm.	415 Segm.	
Durchschnittsziffer:		Durchschnittsziffer:		
1 Segm. → 5,78 Segm.		1 Segm. → 4,03 Segm.		

Hierdurch werden die Befunde von *MORGULIS* unterstützt, denn beim Vergleich der beiden Durchschnittszahlen ergibt sich der höhere Wert für die Teilstücke, welche aus weniger als fünf Körperringen bestehen. Damit wird bewiesen, daß das einzelne Segment der geringsten Körperabschnitte bei der Regeneration am meisten in Anspruch genommen wird, was dasselbe besagt, als *MORGULIS* mit den oben zitierten Worten ausdrücken wollte (*MORGULIS* 1911, S. 677).

Die andere Untersuchung, welche MORGULIS (1907) angestellt hat, betraf die Frage, ob Stücke aus verschiedenen Körperregionen gleiche Regenerationspotenzen aufweisen oder verschiedenes Verhalten dabei zeigen. Auf Grund ausgedehnter Experimente fand er eine axiale Differenzierung des Wurmkörpers, derart, daß die Regenerationsintensität in der Richtung vom vorderen nach dem hinteren Ende zu abnahm. Es war sehr wahrscheinlich, daß Versuche mit isolierten Segmenten dasselbe Resultat ergeben würden, trotzdem ist dies noch einmal besonders geprüft worden. Zu diesem Zweck wurden möglichst gleichartige Tiere (Herbstmaterial) von durchschnittlich 5 cm Länge nach Verlust des Kopfes und der ersten 8 Segmente in fünf Abschnitte von je 1 cm (a_1 — a_5) eingeteilt und kleine Stücke daraus hergestellt. Nur die Teilstücke des gleichen Niveaus kamen miteinander in Berührung, von den übrigen waren sie sorgfältig getrennt. Isolierte Körperringe der hintersten Schwanzregion (a_5) regenerierten niemals deshalb werden sie in der Tabelle 3 nicht mehr mit angeführt. Es geht

Tabelle 3.

a_1		a_2		a_3		a_4	
alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.	alter Teil in Segm.	regener. Segm.
6	28	8,5	28	9	23	9	12
6	36	7	17	7	15	8	15
5	23	6,5	35	6	10	8	8
5	25	6	23	5	12	7,5	10
4,5	20	5	22	5	20	7	2
4,5	32	4,5	12	4,5	12	6,5	15
4	25	4,5	30	4,5	25	5,5	13
3	23	4,5	28	3	15	5	6
3	17	3,5	28	2,5	10	4,5	12
2,5	23	3,5	25	2,5	13	2,6	6
2,5	12	3	20				
2	17						
48	281	56,5	268	44	155	63,5	99
Segm.	Segm.	Segm.	Segm.	Segm.	Segm.	Segm.	Segm.
Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 5,9 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 4,8 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 3,2 Segm.		Durchschnittsziffer: 1 Segm. → 1,6 Segm.	

daraus hervor, daß die Befunde an größeren Wurmstücken auch für kleinere Abschnitte Gültigkeit haben. Natürlich sind die Zahlen ebenso nur von relativem Wert, wie es MORGULIS für seine Aufstellungen betont. Beim Vergleich von a_1 und a_4 macht sich ein deutlicher Unter-

schied bemerkbar, dazwischen gibt es allmähliche Abstufungen. MORGULIS fand in einem Fall zwar, daß das Regenerationsmaximum nicht im vordersten, sondern erst im nächstfolgenden Abschnitt lag. Ich vermute jedoch, daß es sich um ein zufälliges Ergebnis handelt, welches dadurch zustande gekommen sein mag, daß Gesetz 1 mit hineinspielte. Sind beispielsweise in einer Rubrik kürzere Teilstücke in überwiegender Mehrzahl vorhanden, so wird man hier eine höhere Regenerationsziffer finden, welche unter Umständen alle übrigen Durchschnittszahlen übertreffen kann. In meiner Tabelle ist dieser Fehler zwar nach Möglichkeit vermieden, ließ sich aber besonders zwischen a_1 und a_2 nicht ganz ausschalten, da für die regenerierenden Stücke nicht immer die gleiche Segmentzahl zur Verfügung stand. Der gefundene Wert ist aus den angegebenen Gründen für a_1 etwas zu hoch, er kann nach dem Vergleich der einzelnen Regenerate jedoch niemals kleiner sein als bei a_2 .

2. Atypische Regeneration.

Die Regeneration weniger Segmente verläuft nicht so regelmäßig wie bei größeren Stücken. Es kommt hier sehr häufig vor, daß einer der beiden Regenerationskegel atypische Gestalt erhält; ja es wird nicht allzu selten beobachtet, daß dies bei beiden Regeneraten eines einzigen Teilstückes der Fall sein kann. (Unter atypischen Regeneraten wird außer einfachen Mißbildungen, Heteromorphosen und Doppelbildungen auch eine Art von Wundverschluß verstanden, der als kleine weißliche Gewebekappe von durchschnittlich 100—250 μ der Schnittstelle aufliegt, der aber nicht weiter ausgewachsen ist.)

Im allgemeinen konnte festgestellt werden, daß um so mehr atypische Regenerate auftraten, je kleiner die regenerierenden Abschnitte waren. Teilt man beispielsweise die einzelnen Fragmente ihrer Länge nach in drei verschiedene Gruppen ein, in Gruppe A die Teilstücke von 1—4 Segmenten, in B die von 4—7 Segmenten, in C die von 7—10 Segmenten, so zeigt sich bei A der größte Prozentsatz von atypischen Regeneraten.

Tabelle 4 bringt dies noch klarer zur Anschauung. Das Material dazu bildeten je 30 Teilstücke für jede der drei Gruppen. Diese 90 Stücke gehörten nicht zu einer einzigen Serie, da es zu schwierig war, eine so große Menge auf einmal zu isolieren. Jedoch zeigten die einzelnen Serien untereinander ein sehr ähnliches Bild, so daß man sie ohne Bedenken in einer Angabe zusammenstellen konnte. Da sämtliche Abschnitte bis auf die Segmentzahlen möglichst gleichartig sein sollten, so wurden nur Teilstücke aus vorderen Körperpartien miteinander verglichen.

Tabelle 4.

Gruppe A (1—4 Segmente)			Gruppe B (4—7 Segmente)			Gruppe C (7—10 Segmente)			Zeit
Gesamt- zahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	Gesamt- zahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	Gesamt- zahl	typ. Regte.	atyp. Regte.	
30	14 = 50 %	16 = 50 %	30	21 = 70 %	9 = 30 %	30	28 = 93 %	2 = 7 %	3—4 Woch.

Aus der Aufstellung geht hervor, daß ein Heranwachsen zu normalen Tieren um so seltener geschieht, je weniger alte Segmente vorhanden sind. Der extremste Fall in dieser Richtung kommt in der Tabelle allerdings nicht zum Ausdruck. Diesen bilden die Bruchstücke von 1—2 Segmenten, praktisch die kleinsten noch lebensfähigen Teile eines Wurmes. Hier waren niemals ganz normale Verhältnisse zu bemerken, stets besaß wenigstens eins der Regenerate, zuweilen sogar auch das zweite, atypische Gestalt. Allerdings konnten nicht mehr als acht solcher Teilstücke beobachtet werden. Es ist daher nicht ganz unwahrscheinlich, daß in seltenen Fällen auch vollständige Tiere zur Entwicklung gelangen. MÜLLER (1908) gibt die Abbildungen von zwei derartigen Individuen. Indessen darf man mit Bestimmtheit annehmen, daß solche Fragmente immer den allerhöchsten Prozentsatz atypischer Regenerate aufweisen werden.

Es bleibt allerdings die Frage offen, ob sich die isolierten Segmente der hinteren Körperregionen ähnlich verhalten. Leider fehlten die genügenden Unterlagen, um dies zu prüfen, da ich mich aus rein praktischen Gründen mehr auf die vorderen Körperringe beschränken mußte. Das wenige Material scheint den Schluß zuzulassen, daß die Verhältnisse hier ähnlich liegen, d. h. kleinere Abschnitte zeigen mehr Neigung zum Ausbilden von atypischen Regeneraten als größere. Es konnte jedoch nicht einwandfrei festgestellt werden, ob die gesamten Prozentsätze für die atypischen Neubildungen in der hinteren Körperhälfte dieselbe Höhe haben wie in der vorderen, oder ob Verschiedenheiten bestehen.

Bei allen Versuchsserien überwogen die atypischen Kopfregerate. Dabei gelangten sowohl einfache Mißbildungen als auch Doppelbildungen und Heteromorphosen zur Beobachtung. Die atypischen Schwanzregenerate dagegen traten sehr viel seltener in Erscheinung und waren bis auf einen Fall von Heteromorphose nur auf einfache Mißbildungen beschränkt.

a) Einfache Mißbildungen.

Die einfachen Mißbildungen am oralen Pol eines regenerierenden Teilstückes bestehen selten aus geringen Wundverschlüssen, wenn es sich um Segmente aus der vorderen Körperhälfte handelt. In den meisten Fällen wird zum mindesten versucht, die in Frage kommenden Organe auszubilden, wobei die Entwicklung dann auf allen nur möglichen Stufen stehen bleiben kann. Es gibt Regenerate, deren Bestandteile wohl sämtlich vorhanden schienen, aber zum Teil verlagert waren. Dann gelangten Tiere zur Beobachtung, welchen nur der Kopflappen fehlte, bei anderen wieder ist auch keine Mundöffnung ausgebildet, obwohl der Darm bis nahe an das Ektoderm heranzieht. In allen diesen Individuen war auf Schnitten ein anscheinend normales Gehirn zu erkennen, und erst bei geringerer Ausbildung des Kopfregenerats traten auch hier sichtbare Veränderungen auf. Diese bestanden in einer minimalen Ausdehnung des Oberschlundganglions, wobei Übergänge von annähernd typischer Form bis zu einem kleinen Ganglienknoten auf der Dorsalseite bemerkt werden konnten. Die zuletzt genannten Tiere lagen in der Regel wie noch nicht vollständig entwickelte Stadien bewegungslos da und rührten sich ebenso wie diese nur, wenn sie gereizt wurden.

Merkwürdigerweise kam es öfters vor, daß nicht ganz gut ausgebildete Kopflappen wieder reduziert wurden, selbst wenn sich solche Tiere 1—2 Wochen wie normale Würmer verhalten hatten. Es entstand dann die oben beschriebene Mißbildung ohne Prostomium. Vielleicht hängt diese Erscheinung indessen mit den schon erwähnten Degenerationsvorgängen zusammen, welche sich äußerlich durch starken Verbrauch des Chloragogens bemerkbar machten (vgl. Anhang).

Zu einer Aufnahme von Nahrung kam es in keinem der angeführten Fälle, selbst wenn die Abweichung von der Form eines typischen Regenerats scheinbar nur gering war.

Im Laufe dieser Untersuchungen konnte durch Zufall auch das zweimalige Regenerieren kleinster Teilstücke beobachtet werden, und zwar besonders deutlich bei einem Stückchen von 2—3 alten Segmenten, das aus der vorderen Körperhälfte stammte. Dieses wurde anfänglich mit noch vier anderen isoliert, welche jedoch innerhalb von 3 Tagen alle zugrunde gingen, so daß sich das genannte Teilstück während der ganzen Beobachtungszeit allein in dem Schälchen befand. Nach 12 Tagen hatte es ein atypisches Kopfregenerat und ein anscheinend normal gebautes Schwanzregenerat von ungefähr 9 Segmenten ausgebildet. 2 Tage später wurde der alte Teil ohne irgendeine Spur

der beiden neuen Kegel aufgefunden, und es ist daher nicht möglich anzugeben, wie sie in Verlust gerieten. Eine Täuschung, daß es sich etwa um ein anderes Individuum handeln könnte, ist ganz ausgeschlossen. Das Fragment zeigte ein gesundes Aussehen und bewegte sich auf Berührungen hin. Nach weiteren 6 Tagen sind beide Regenerate von neuem vorhanden; das Kopfregenerat ist auch hier atypisch, das aus 6 Segmenten bestehende Schwanzregenerat hat keine Afteröffnung. In diesem Zustand wurde das Tier konserviert (Abb. 1a—c).

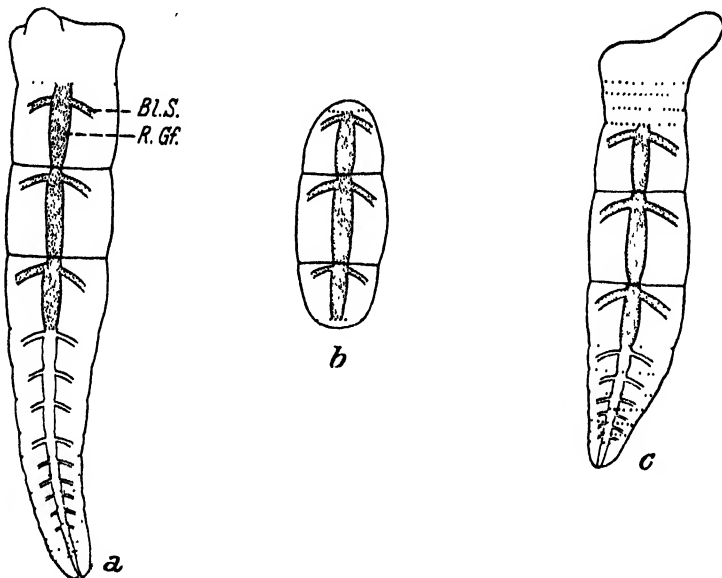


Abb. 1. a Ein dreisegmentiges Teilstück hat innerhalb von 12 Tagen ein atypisches Kopfregenerat und ein normales Schwanzregenerat ausgebildet. b Beide Kegel sind in Verlust geraten. c Nach weiteren 6 Tagen hat zum zweiten Male Regeneration eines atypischen Kopfes und eines normalen Schwanzes stattgefunden. Die Bedeutung der Abkürzungen ist aus dem Verzeichnis am Schluß der Arbeit zu ersehen.

Ein zweiter Fall ist besonders wichtig, weil es sich um einen Abschnitt von nur 1,5 alten Segmenten handelt, also um beinahe das kleinste Teilstück, was überhaupt lebensfähig ist. Dies war ebenso wie das vorige aus der vorderen Körperpartie isoliert worden. Im Gegensatz zu den meisten anderen Stücken von so geringer Größe erwies es sich als besonders blutreich und zeigte kräftige Bewegungen, was beides auf einen sehr guten Körperzustand hindeutete. Während der ganzen Beobachtungszeit war das Teilstück in einer kleinen Petrischale mit noch drei anderen zusammen, die jedoch sämtlich aus mehr Segmenten bestanden. Hierdurch konnte keine Verwechslung vorkommen. Das zur Rede stehende Fragment war unter der besonderen

Vorsichtsmaßregel isoliert worden, daß die eine Wundfläche 24 Stunden früher zur Verheilung gebracht werden konnte als die andere. Nach 2 Tagen ist jederseits neues Gewebe vorhanden. Im Vergleich mit den drei übrigen Stücken hat das genannte die größten Regenerationsknospen. Am aboralen Ende war bereits die Einsenkung zur Afteröffnung sichtbar. Nach 2 weiteren Tagen ist keine Spur mehr von beiden Kegeln zu bemerken, und das Teilstück verhält sich im Gegensatz zu vorher auffallend ruhig. Nach kurzer Zeit wuchsen jedoch wieder neue Regenerate aus, welche beide als Schwänze identifiziert werden konnten. Am Schluß lag also eine Heteromorphose vor, die durch Abb. 3 wiedergegeben wird.

Im Gegensatz zu den atypischen Regeneraten am oralen Pol entwickeln sich aborale Neubildungen sehr oft nur bis zu geringen Wundverschlüssen. Es scheint, als ob sich das Vorderende auf Kosten solcher Schwanzregenerate besonders rasch zu entwickeln vermag. Etwas längere Hinterenden von atypischer Gestalt gibt es sehr selten, wenn man das Fehlen der Afteröffnung nicht mit dazu rechnet. Hin und wieder kommt es indessen vor, daß ein Kegel 2—3 Segmente angelegt hat, aber nicht wie im Normalfall spitz zuläuft, sondern viereckig endet, so daß man diese Form unbedingt als atypisch bezeichnen muß.

b) Doppelbildungen.

MÜLLER (1908) vermutet, daß Doppelbildungen des Vorderendes bei der europäischen Form von *Lumbriculus* sehr selten anzutreffen seien; diese Angabe kann ich nicht bestätigen. Bei meinen Untersuchungen hat sich hierin vielmehr Übereinstimmung mit den Befunden amerikanischer Autoren ergeben, welche nicht allzu selten in der Lage waren, Doppelbildungen am oralen Pol zu beobachten (MORGULIS 1907; HYMAN 1916). Es soll nochmals betont werden, daß es sich stets um zwei Kegel handelt, die nach einem Querschnitt auf gemeinsamer Basis ausgewachsen sind, obwohl man normalerweise auf die Entwicklung eines einfachen Regenerats rechnen darf.

In Abb. 2 ist ein kleines Teilstück (16. bis 18. Segment) wiedergegeben, welches deutlich zwei Köpfe besitzt. Die Gabelung fand hier ziemlich weit vorn im neuen Gewebe statt, doch braucht diese Lage in anderen Fällen durchaus nicht immer die gleiche zu sein (vgl. MORGULIS). So besaß ein zweites Stückchen dieser Art nur einen doppelten Kopfappen, während ein drittes sich schon beinahe an der Ansatzstelle am alten Teil verzweigte. Bei dem zuletzt genannten Stück erwies sich nur ein Regenerat als deutliche Kopfbildung, in das andere zogen

zwar Ausläufer des Bauchmarks, Darmepithels und der Gefäße hinein, doch konnten weder charakteristische Anzeichen für ein Vorderende noch für eine Schwanzbildung sichergestellt werden.

c) Heteromorphosen.

Das Auftreten von Heteromorphosen war bei der Regeneration kleinster Teilstücke häufiger zu beobachten. Es kommen etwa auf 100 ein bis zehnsegmentige Abschnitte jedesmal vier bis fünf Heteromor-

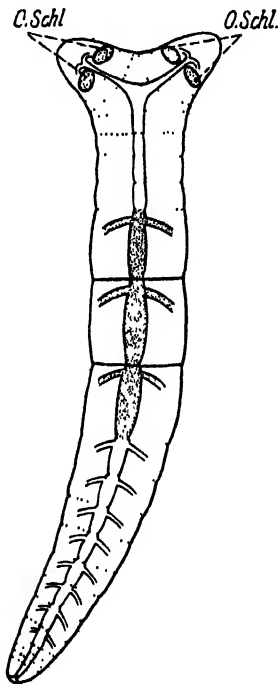


Abb. 2. Doppelbildung bei dem Kopfregenerat eines isolierten Teilstückes

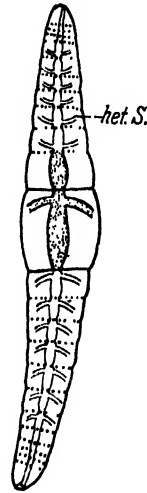


Abb. 3. Schwanzheteromorphose.

phosen (4—5%). In der Hauptsache handelt es sich hierbei um das Entstehen von heteromorphen Schwänzen am oralen Pol (Abb. 3), welche man deutlich an ihrem Habitus von eventuellen Kopfmäßigbildungen unterscheiden konnte. War auf Grund irgendeiner Anomalie ganz einwandfreie Identifizierung nicht möglich, so wurden solche Regenerate niemals zu den Heteromorphosen gerechnet. Unter allen Exemplaren ist nur einmal ein heteromorpher Kopf entstanden (Abb. 4). Dieser wuchs am aboralen Pol eines Stückchens von 4,5 alten Körperringen aus (9.—13. Segment eines großen Wurmes). Man könnte auf die Vermutung kommen, daß die ursprüngliche Körperregion dieser

Segmente dafür verantwortlich wäre, doch beweisen die Schwanzheteromorphosen das Gegenteil. Diese sind, bis auf zwei Ausnahmen sämtlich als Regenerate von Stückchen des vorderen Niveaus entstanden, teilweise schon in einem Bezirk vom 10. bis zum 20. Segment großer Tiere. Danach scheint die Körperregion nicht ausschlaggebend zu sein. Im Gegensatz dazu ist die Länge der regenerierenden Abschnitte ein sehr wichtiger Faktor, denn kein Stück mit einer heteromorphen Neubildung überschritt jemals die Zahl von fünf Körperringen. Durchschnittlich jedoch betrugen sie nicht mehr als drei alte Segmente. Die heteromorphen Schwänze besaßen niemals eine Afteröffnung, obwohl sie oft mehrere Wochen hindurch beobachtet wurden.

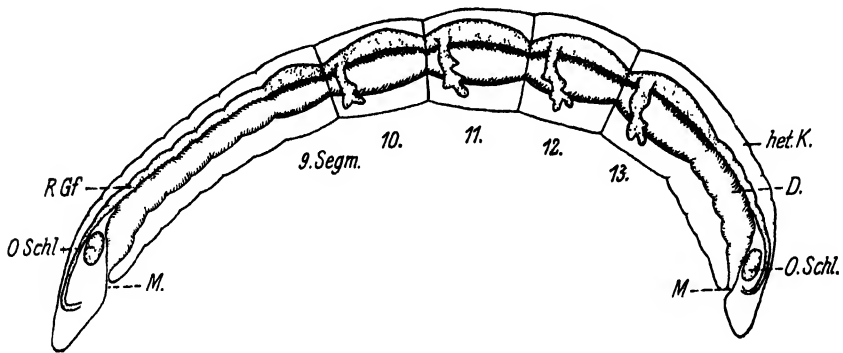


Abb. 4. Kopfheteromorphose.

Äußerlich schien in den ersten Tagen zwar manchmal Einsenkung der Körperoberfläche stattzufinden, aber es erfolgte keine Afterbildung, und die Einsenkung verschwand später.

HYMAN (1916) hat gerade die Kopfmißbildungen kleiner Teilstücke dazu benutzt, um die Theorie der »Axial-Gradienten« zu stützen. Zweifellos besteht ein Differenzierungsgefälle im Körper von *Lumbriculus* derart, daß die Regenerationskraft von vorne nach hinten abnimmt. Auch für den Verbrauch an Sauerstoff oder die Widerstandsfähigkeit gegen verschiedene Salze (HYMAN und GALIGHER 1921) kann eine kontinuierlich ab- oder ansteigende Reihe Geltung haben. Indessen scheint Vorsicht geboten, aus den Regenerationserscheinungen an kleinen Teilstücken axiale Unterschiede betreffs der Tendenz von Kopf- oder Schwanzbildung abzuleiten, wie es HYMAN tut. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sich Abstufungen in dieser Richtung feststellen lassen können, doch ist die Methode von HYMAN dadurch fehlerhaft, daß der Segmentzahl der regenerierenden Stücke zu wenig Be-

achtung geschenkt wird. Wie meine Befunde zeigen, sind sämtliche Erscheinungen, welche dort als axiale Unterschiede angeführt werden, „allmähliche Abnahme der Ausbildung von normalen Köpfen, Auftreten von Heteromorphosen usw.“ in der vorderen Körperregion allein schon feststellbar. Zu diesem Zweck muß nur das Verhalten von etwas längeren Abschnitten (beispielsweise 5—10 Segmente) mit dem noch kürzeren verglichen werden. Auf diese Weise findet man, daß Absinken der Segmentzahl eine prozentuale Erhöhung aller Kriterien zur Folge hat, welche HYMAN lediglich für die Bestimmung der Axialgradienten in Anspruch nimmt.

Eine Determination sich entwickelnder Regenerate muß demnach noch von anderen Faktoren abhängig sein. Im zweiten Teil dieser Arbeit wurde daher versucht, mit weiteren Experimenten der Lösung dieser Frage näherzukommen.

B. Untersuchungen an experimentell erzeugten überzähligen Regeneraten größerer Teilstücke.

1. Versuchsanordnungen und Bau der überzähligen Regenerate.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, gelang es mir, die Bildung überzähliger Regenerate an der Längsachse von größeren Wurmstücken hervorzurufen und genauer zu studieren.

Doppelbildungen von Kopf und Schwanz sind speziell für *Lumbriculus* in der Literatur schon mehrfach erwähnt worden. Man hat sie freilebend gefunden oder auch experimentell erzeugen können, doch handelt es sich wohl meistens um zwei Regenerate, die sich auf derselben Basis gleichzeitig entwickeln — etwa wie es in Teil I bei den Doppelbildungen isolierter Segmente der Fall war — und nicht um das nachträgliche Auftreten eines Nebenregenerats an einem Hauptstamm. In manchen Fällen wird man die Entstehungsweise nicht mehr feststellen können, z. B. bei dem doppelschwänzigen Wurm, den CORI (1893) als Naturfund beschrieb. Nimmt man hier eine post-embryonale Bildung durch Verletzung an, so ist es möglich, daß die Hinterenden sowohl gleichzeitig als auch nacheinander herangewachsen sind. Anders verhält es sich bei einem Wurm mit zwei Vorderenden, den v. HAFFNER freilebend auffand. Hier kann es sich nicht um eine Entwicklung nebeneinander handeln, denn das eine Vorderende setzt sich aus zu vielen Segmenten zusammen, um als Kopfregenerat mit dem andern auf gemeinsamer Basis entstanden zu sein.

MÜLLER (1908) beobachtete bei seinen Experimenten die nachträgliche Bildung eines zweiten seitlichen Hinterendes an einem längeren Schwanzregene-

rat. Er führt dies auf eine laterale Verwundung zurück, ohne jedoch nähere Angaben darüber zu machen. Seitliche Köpfe wurden auf künstlichem Wege zum erstenmal von K. v. HAFNER (1928a) hervorgerufen. Er brachte einen einmaligen keilförmigen Einschnitt lateral am Wurmkörper an und verletzte nach Möglichkeit Bauchmark, Darm und Rückengefäß zu gleicher Zeit. Auf diese Weise entstand bei 200 Versuchstieren fünfmal ein irreguläres Kopfregenerat. Auch meine Methode beruht im wesentlichen auf seitlichen Einschnitten, jedoch sind dazu fast immer zwei Operationen nötig gewesen.

Skizze 5a zeigt ein Stück aus einem normalen Wurmkörper von der Ventralseite. Dort wird Schnitt I in der angegebenen Weise ausgeführt.

Skizze 5b zeigt, wie Schnitt I im Querschnitt durch ein Tier etwa verläuft.

Zu erwähnen ist hierbei noch, daß eine genaue Orientierung des Schnittes durch die von RATZEL (1868) zuerst beschriebenen weißen »Sinnesorgane« sehr erleichtert wurde, die auch nach meinen Beobachtungen auf der Ventralseite des Wurmes und dort lediglich in der Ausdehnung des Bauchmarks anzutreffen sind. Man sieht die weißlichen Flecke bei einigermaßen dunkel gefärbten Teilen vollkommen deutlich. Nur bei ganz hellen Regeneraten macht der Nachweis Schwierigkeiten, jedoch ist hier das Bauchmark selbst vielfach als wasserheller Strang sichtbar, so daß man dann gewöhnlich ohne das Hilfsmittel auszukommen vermag.

Eine Trennung findet nach Schnitt I nicht sehr oft statt, denn dieser ist zwar lang und reicht unter Umständen durch 4 oder noch mehr Segmente, geht aber nicht tief, sondern verletzt in der Hauptsache nur den Hautmuskelschlauch. Die Gewebebrücke zwischen den unverletzten Stücken bleibt dadurch zu stark, um bei heftigen Bewegungen auf mechanische Weise zerrissen zu werden. Andererseits scheint die Muskulatur zu einem allmählichen Durchschnüren an den getroffenen Stellen nicht mehr funktionsfähig genug zu sein. Hinzu käme vielleicht, daß die Tiere in der ersten Zeit nach der Narkose noch nicht über ihre vollen Kräfte verfügen. Die Wunde wird nun möglichst rasch in der Weise geschlossen, daß der Körper des Tieres zum Schluß einen Winkel bildet, wie es Abb. 6 zeigt. Je größer das herausgeschnittene Stück ist, um so stärker wird der Grad der Krümmung sein, den der Wurmkörper erfährt. Bei den angewandten flachen Schnitten hängt dies im wesentlichen von ihrer Ausdehnung in der Längsrichtung ab, d. h. je mehr Segmente durch Schnitt I (Abb. 5a und b) verletzt werden, um so stärker ist die Ablenkung aus der ursprünglichen Lage, um so spitzer also der Winkel, in welchem die beiden Körperabschnitte zueinander stehen bleiben. Wurden solche Tiere von nun an sich selbst überlassen, so nahm eine Gerader Regulierung geraume Zeit in Anspruch, woraus man wohl den Schluß ziehen darf, daß gleich im Anfang starke Vernarbung und Verwachsung stattfinden, die erst ganz langsam wieder ausgeglichen werden können. Natürlich dauerte ein Geraderichten um so länger, je mehr Gewebe ergänzt werden mußte.

Für gewöhnlich erfolgte einen Tag nach dem ersten Schnitt ein zweiter, wie es in Abb. 7 angegeben wird. Man darf mit großer Sicherheit annehmen, daß man damit neben dem Zentralnervensystem auch den Darm und das Rückengefäß trifft, eine wichtige Bedingung v. HAFNERS. Durch die Winkelstellung des Körpers werden diese Organe nicht nur angeschnitten, sondern sogar große Stücke daraus entfernt. Dies gilt ganz besonders für das Bauchmark, das bei v. HAFNER nicht völlig durchtrennt wird, weil sonst ausnahmslos Autotomie eintrat. Bei meinen Versuchen kommt es nach der zweiten Operation zwar

auch häufiger vor, daß die Wurmstücke getrennt aufgefunden werden, da meistens ein tieferer Einschnitt gemacht werden mußte als beim erstenmal. Aber die Brücke zwischen den Komponenten, welche größtenteils aus dem festen Narbengewebe der Schnittstelle I besteht, hält auch in recht vielen Fällen stand.

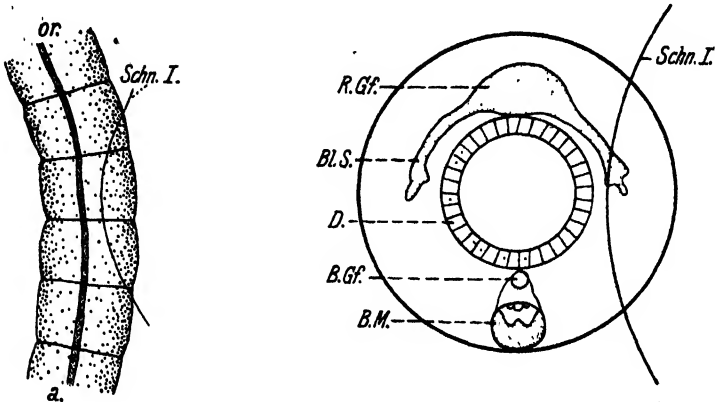


Abb. 5a und b.

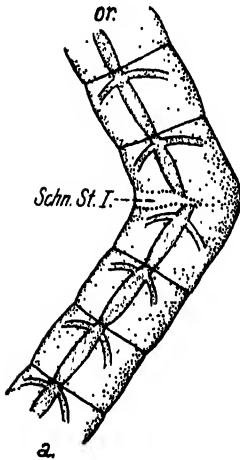


Abb. 6.

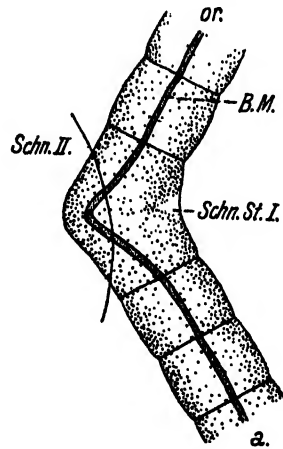


Abb. 7.

Abb. 5—7. Schnittführung zur Erzeugung von überzähligen lateralen Regeneraten am Körper größerer Wurmstücke. Abb. 5a. Verlauf des ersten Schnittes von der Ventralseite gesehen. Abb. 5b. Verlauf des ersten Schnittes im Querschnittsbild. Abb. 6. Das Resultat des ersten Schnittes ist eine Winkelstellung des Wurmkörpers (Dorsalansicht). Abb. 7. Ventralansicht von Abb. 6. Verlauf des zweiten Schnittes.

Durch die geschilderten Verluste oder eine nicht ganz richtige Schnittführung, die in den einzelnen Fällen untereinander ja niemals vollständig übereinstimmend zu gestalten ist, kann man nur bei 20—25 % aller Versuche auf positiven Erfolg rechnen. Doch stellt dies gegen 2,5 % v. HAFNERS schon einen wesentlichen Fortschritt dar.

Es war bei meinen Experimenten im Prinzip auch nicht nötig, daß der alte Kopf entfernt wurde. Dennoch geschah es öfters aus äußeren Gründen, beispielsweise um für einige Zeit jede Nahrungsaufnahme zu verhüten, oder um ein Stillliegen der operierten Tiere zu erzielen, die sich ohne den Kopfabschnitt bis zur Ausbildung eines neuen Vorderendes weit ruhiger verhalten als sonst.

Die ersten wulstartigen Erhebungen irregulärer Regenerate treten stets auf der Ventralseite der Komponenten, also in der Region des Bauchmarks, auf. Der größte Teil liegt beim ersten Sichtbarwerden ventro-lateral und wächst in der Folgezeit seitlich aus, so daß man solche Neubildungen als Regenerate in der Frontalebene des alten Wurmkörpers bezeichnen kann. Sie entstehen bei einer Operationsmethode, welche zum mindesten annähernd die gleiche ist wie die vor-

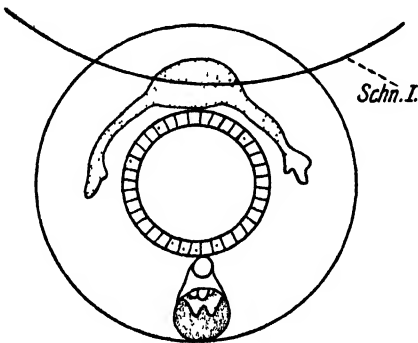


Abb. 8.

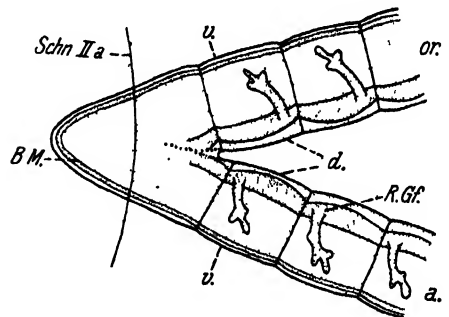


Abb. 9.

Abb. 8 und 9. Schnittführung zur Erzeugung von überzähligen Regeneraten an der Ventralseite größerer Wurmkstücke. Abb. 8. Schnitt I im Querschnittbild. Abb. 9. Winkelstellung des Körpers, bedingt durch den ersten Schnitt und Verlauf des zweiten Schnittes.

her beschriebene. Nur ein geringer Teil aller Kegel blieb stets in der Sagittalebene. Wahrscheinlich beruht dies auf einer etwas abweichenden Art der Schnittführung, welche kurz noch beschrieben werden soll.

Während nämlich Schnitt I in den meisten Fällen lateral verlief (siehe Abb. 5a und 5b), wurde er hier durch Zufall dorsal geführt (Abb. 8). Die Folge davon ist, daß das Rückenblutgefäß beim Schließen der Wunde ganz auf die Innenseite, das Bauchmark ganz auf die Außenseite des entstehenden Winkels zu liegen kam (Abb. 9).

In den vorliegenden Fällen hatte Schnitt I außerdem eine recht beträchtliche Länge, wodurch jedesmal ein Verwachsen der Komponenten in ziemlich spitzem Winkel bedingt wurde. — Wird nun der zweite Schnitt ausgeführt, der, wie üblich, die Außenseite des Winkels entfernt (Abb. 9, Schnitt IIa), so bleiben die dadurch hervorgerufenen Regenerate ständig in der Sagittalebene. Die Abzweigungen müssen durch die eben angegebene Orientierung stets auf der Ventralseite der Würmer auswachsen, da die Ausbildung der irregulären Kegel auf der Seite erfolgt, an welcher Schnitt II angebracht wurde.

Natürlich ist nun auch der sehr wichtige Versuch gemacht worden, ob irreguläre Regenerate auch auf der Dorsalseite entstehen können. Zu diesem Zweck wurde Schnitt I genau auf der Bauchseite geführt, also gerade umgekehrt als bei Abb. 8, wo er dorsal verläuft. Durch diese Versuchsanordnung muß das Bauchmark auf der Innenseite des Winkels und das Rückengefäß außen liegen. Es wäre dann durch Schnitt II theoretisch die Möglichkeit gegeben, Regenerate auf der Dorsalseite zu erzeugen. Jedoch ist diese Versuchsanordnung niemals von Erfolg begleitet gewesen.

Bevor ich zu meinen Experimenten komme, soll ein Naturfund beschrieben werden, den ich erst am Schluß meiner Untersuchungen zu Gesicht bekam (Abb. 10). Es handelt sich um einen ganz besonders

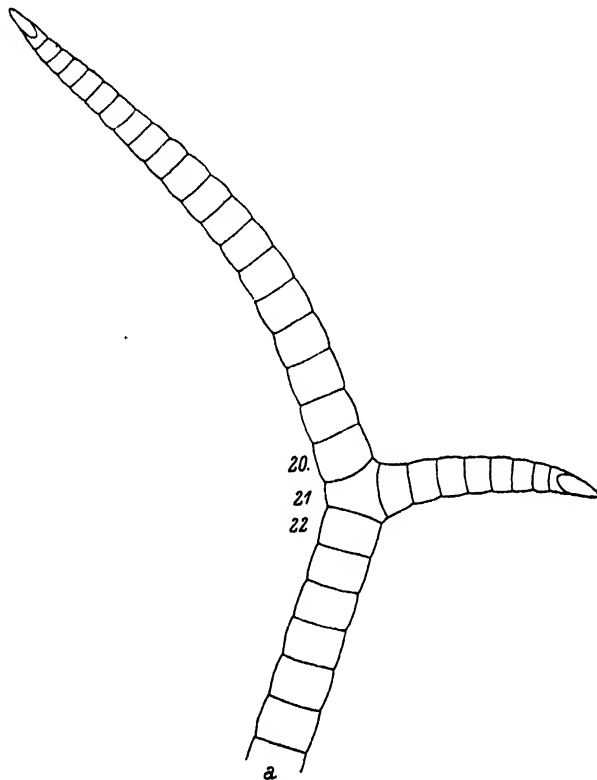


Abb. 10. Ein Wurm mit einem zweiten seitlichen Kopf im 21. Segment. Naturfund.

langen Wurm von 7—8 cm mit einem seitlichen Vorderende, welches im 21. Segment entsprang und gleichfalls ungewöhnlich kräftig entwickelt war. Jedoch setzte es sich, wie ein gewöhnliches Regenerat, nur aus dem Kopfabschnitt und den acht anders gestalteten Körperringen zusammen. Es leistete dem führenden Kopf oft energischen Widerstand, wurde aber beim Kriechen fast immer mit fortgezogen.

Beide Vorderenden trugen die charakteristische getigerte Streifung in den ersten Segmenten, woraus man mit Sicherheit schließen kann, daß sie schon vor längerer Zeit ausgebildet worden sind. Schnitte ergaben einen regulären Bau des seitlichen Kopfes und einen Zusammenhang der inneren Organe mit dem übrigen Körper. Die Art dieser Verbindung ist nicht anders als bei künstlich erzeugten seitlichen Einzelregeneraten und wird daher erst dort ausführlicher beschrieben.

Darminhalt fand sich in beiden Teilen vor der Gabelungsstelle und außerdem in dem gemeinsamen Schwanz. Der Darm war also für die aufgenommene Nahrung überall ungehindert passierbar.

Die Entstehungsart des zweiten Kopfes ist natürlich nicht mehr festzustellen; doch nehme ich an, daß es sich hier um eine postembryonale Bildung handelt aus denselben Gründen, wie es v. HAFFNER für das von ihm gefundene Exemplar tut, selbst wenn beide Köpfe meines Fundes nicht wie bei dem seinen aus neuerem Gewebe bestanden.

Bleibt man bei der Annahme einer postembryonalen Bildung, so kommt ein gemeinsames Auswachsen beider Köpfe nach vorangegangener Durchschnürung wegen der Länge des einen Vorderteils nicht in Frage, daher kann es sich nur um eine seitliche Verletzung handeln. Fragt man sich, wie diese etwa beschaffen war, so muß man annehmen, daß es sich um eine nicht allzu tiefe Wunde gehandelt hat, andernfalls wäre mit großer Wahrscheinlichkeit Autotomie eingetreten. Die Gelegenheiten zu leichteren Beschädigungen sind in der freien Natur nicht so selten, denn man findet in frischem Material öfters einmal Tiere, welche an irgendeiner Stelle durch Unregelmäßigkeiten in Bau und Färbung noch deutliche Spuren früherer Verletzungen erkennen lassen. Deshalb kommt dem Beobachter unwillkürlich der Gedanke, weshalb seitliche Regenerate bei freilebenden Tieren kaum gefunden werden, obwohl sie verhältnismäßig leicht experimentell zu erzeugen sind. Ungünstige Lebensbedingungen können dabei wohl zum Teil in Betracht kommen, doch zeigt gerade der Habitus der wenigen Naturfunde, daß diese Tiere draußen recht gute Existenzmöglichkeiten hatten. Es muß sich daher noch um einen anderen Reiz handeln, der nur in verschwindend wenigen Fällen durch die Verletzung ausgelöst wurde, und welcher allein die Bildung irregulärer Regenerate bedingt. Fehlt dieser Reiz, so bleiben nicht zu große Beschädigungen belanglos, und es tritt lediglich Wundheilung und Regulation ein. Aus den Beobachtungen bei meinen Experimenten glaube ich nun annehmen zu dürfen, daß ein solcher Reiz von freien Enden des Bauchmarks ausgeht, die nicht die Gelegenheit hatten, nach einer Verwundung umgehend

wieder zusammenzuwachsen. Kopf- wie Schwanzteil müssen daher zum mindesten in der ersten Zeit suchen, die ihnen fehlenden Organe von sich aus zu ergänzen. Diese Bedingung wird selbstverständlich durch eigens darauf gerichtete künstliche Eingriffe weit eher erfüllt als durch zufällige Verwundungen in der freien Natur. Ehe die Gründe für eine solche Annahme aber näher erläutert werden können, sollen alle Arten der überzähligen Neubildungen zur Beschreibung gelangen, welche im Laufe meiner Untersuchungen auftraten. Die Gesetzmäßigkeiten, denen sie unterliegen, werden, soweit sie erkannt werden konnten, dabei angegeben werden.

a) Irreguläre Regenerate in der Frontalebene.

Die irregulären Regenerate können äußerlich als Einzel- und als Doppelanlage sichtbar werden (Abb. 11 und 12). Während laterale Einzelkegel durch frühere Arbeiten schon bekannt geworden sind,

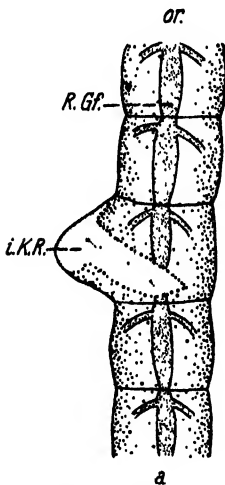


Abb. 11. Erste Anlage eines lateralen Einzelkegels.

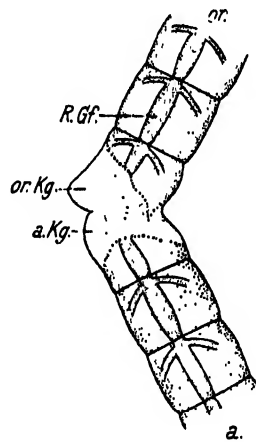


Abb. 12. Erste Anlage eines lateralen Doppelkegels.

stellt das seitliche Auftreten zweier Regenerationsknospen etwas ganz Neues dar. Gerade diese aber sind ein wichtiges Bindeglied zum Verständnis der Einzelbildungen und sollen deshalb zuerst beschrieben werden.

aa) Doppelanlagen.

Gelangen beide Regenerationskegel vollständig zur Entwicklung so wird aus dem oralen (*or.Kg*) immer ein Schwanz, aus dem aboralen (*a.Kg*) ein Kopf. Die Identifizierung von oralen und aboralen Regeneraten erfolgte in der üblichen Weise, die von vielen Autoren schon

angegeben wurde. Ein Kopfregenerat besteht nur aus der beschränkten Anzahl von acht Körperringen neben dem eigentlichen Kopfabschnitt. Dieser trägt vorne das Prostomium, besitzt ein Oberschlundganglion und eine Mundöffnung. Alle Segmente haben ferner die Eigentümlichkeit, daß ihnen die Nephridien und die kontraktile Blindsäcke des Dorsalgefäßes fehlen. Das Blut fließt von dem am meisten aboral gelegenen Körperring zum eigentlichen Kopfsegment. Ein Schwanz-

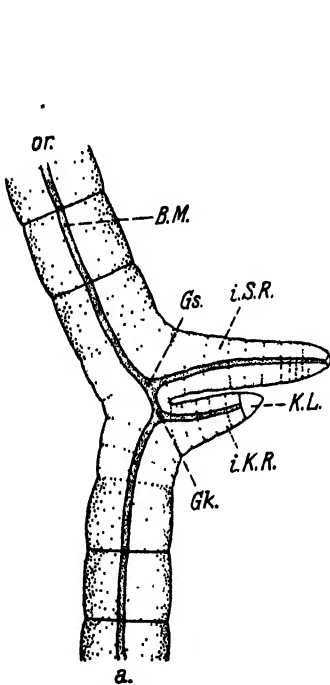


Abb. 13

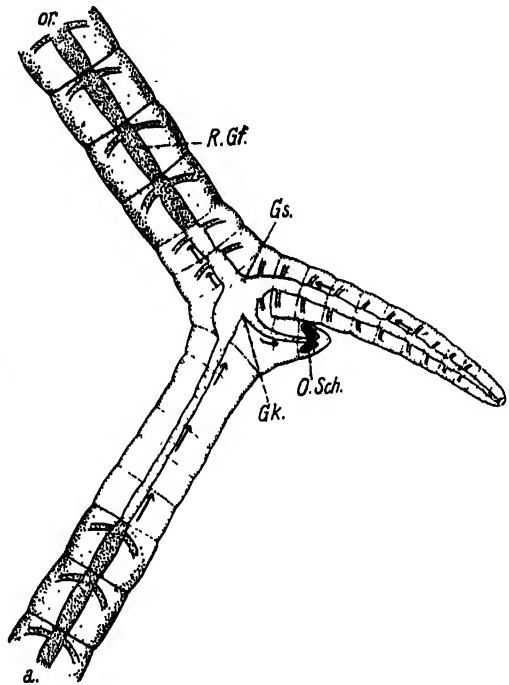


Abb. 14.

Abb. 13 und 14. Vollständig entwickelte seitliche Doppelanlagen. Abb. 13: Ventralansicht. Abb. 14. Dorsalansicht. Die Pfeile zeigen die Strömungsrichtung des Blutes im Rückengefäß an. (Erklärung der Abkürzungen siehe Verzeichnis am Schluß der Arbeit.)

regenerat besteht dagegen niemals aus einer konstanten Anzahl von Segmenten. Es hat im Normalfall eine Afteröffnung, außerdem sind in jedem Segment sowohl Nephridien als auch kontraktile Seitenschlingen des Dorsalgefäßes vorhanden. Auch hier fließt das Blut von hinten (der Afterregion) nach vorn. Offensichtlich stellen beide Seitenzweige einer Doppelanlage die entsprechende Fortsetzung des Vorder- bzw. Hinterendes dar. Abb. 13 ist ein Stadium desselben Wurmes von Abb. 12 sechs Tage später. Abb. 14 zeigt ganz ähnliche Verhältnisse bei einem anderen noch etwas älteren Tier. Im Grunde sind jedesmal zwei

vollständige Individuen entstanden, bei welchen jedoch alle Organsysteme, die sich in der Längsrichtung durch den Körper erstrecken, miteinander in Verbindung stehen.

Für das Bauchmark sind deutlich zwei Gabelstellen vorhanden (Abb. 13), ebenso läßt sich dasselbe für das Bauchgefäß feststellen. Beim Darm wie dem Dorsalgefäß treten diese Verhältnisse nicht so klar zutage, weil das Stück zwischen den beiden Gabelstellen sehr viel größere Ausdehnung in der Breite besitzt, als es gewöhnlich bei den genannten Organen der Fall ist. Die Verzweigungsstelle des Gefäßes gleicht deshalb eher einem großen Bulbus, von dem vier Arme nach den verschiedenen Richtungen abgehen (Abb. 14). Etwas Ähnliches ist beim Darmsystem zu bemerken; besonders wenn sich die aufgenommene Nahrung an dem gemeinsamen Treffpunkt der vier Zweige staut, wird dieser Teil sackartig ausgedehnt, so daß er beinahe die ganze Leibeshöhle ausfüllt. Solche Nahrungsansammlung kommt häufiger vor. Selbst wenn die einzelnen Darmabschnitte wie in den vorliegenden Fällen ohne Scheidewände zusammenhängen, und sich auch keine Epithelwucherungen in die Lumina hinein erstrecken, kann der Darminhalt die Verwachsungsstelle vielfach nicht passieren.

Die Orte, an denen die einzelnen Organe desselben Tieres zusammengetroffen sind, liegen alle ungefähr auf gleicher Höhe, und zwar stets innerhalb der Regenerate, niemals auf der Grenze zwischen diesen und dem alten Gewebe. Es muß deshalb ein Teil der Neubildungen zum mindesten in der Anlage schon vorhanden gewesen sein, als die inneren Organsysteme sich miteinander vereinigten. Dies ist von besonderer Wichtigkeit, denn hierdurch wird die Auffassung gestützt, daß bei der angegebenen Schnittführung eine Verwachsung der Komponenten in der Richtung des ehemaligen Hauptstammes erst sekundär möglich ist. Zu Beginn dagegen suchen Kopf- und Schwanzende, unabhängig voneinander, die ihnen fehlenden Teile zu regenerieren. Doch sind sie anscheinend mit verschieden großer Intensität ausgewachsen, was besonders bei dem Tier von Abb. 14 deutlich wird, dessen aborale Komponente bis zum Gabelungspunkt sehr viel mehr Segmente anlegen konnte als die orale. Das Längenverhältnis der Komponenten betrug in beiden Versuchen: oraler Abschnitt : aboralen = 1 : 2.

Obwohl die geschilderten Versuchstiere in vielen Punkten übereinstimmen, ist doch ein wichtiger Unterschied zu bemerken. Die Verzweigungen der Organe in den irregulären Schwänzen (*Gs*) haben an-

nähernd die gleiche Lage in ihrer Entfernung von der Ansatzstelle des Regenerats; anders verhält es sich dagegen bei den irregulären Vorderenden. Sie weisen zwar beide die normale Anzahl von 8 Segmenten außer dem Kopf auf, doch ragt dieser in einem Fall mit vier bis fünf Körperringen (Abb. 13), im andern mit nur ein bis zwei seitlich heraus (Abb. 14), während die übrigen Teile des Regenerats zum alten Hauptstamm zu gehören scheinen. Entsprechend diesen Verhältnissen liegt die Gabelstelle (*Gk*) einmal im 6. und einmal im 2. Segment des Kopfregenerats. Hieraus kann man wohl mit Recht schließen, daß die sekundäre Vereinigung der Komponenten in verschiedenen Zeiten nach der Operation zustande gekommen ist. Am spätesten muß sie bei Nr. 14 erfolgt sein, weil hier die meisten Segmente vom alten Schwanzende aus angelegt werden konnten, ehe die Verbindung mit dem oralen Teilstück stattfand.

Die vollständige Ausbildung beider Regenerate ist nun außerordentlich selten. Unter meinen Versuchen war sie nur zweimal zu beobachten. Bei einem dritten Tier wurde die Entwicklung des irregulären Schwanzes gestört, als dieser schon über eine beträchtliche Anzahl von Segmenten verfügte. Er erschien zum Schluß in Rückbildung begriffen und war übermäßig stark mit Blut angefüllt. Der Wurm ging nach einiger Zeit zugrunde, wobei die Gegend um das irreguläre Schwanzregenerat zuerst zerfiel. Es konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, wodurch die Hemmung im Wachstum hervorgerufen wurde.

Eine Doppelanlage scheint sich nur dann vollständig zu entwickeln, wenn die Regenerationsfelder nicht allzu nahe beieinander liegen. Sonst machen sich schon in frühen Stadien störende Einflüsse geltend, die dazu führen, daß ein Kegel die Oberhand gewinnt, während der andere teilweise oder auch ganz unterdrückt wird. Es ist denkbar, daß zu frühe Vereinigung der Bauchmarkenden eine ausschlaggebende Rolle dabei spielt. Um so mehr als eben festgestellt werden konnte, daß die alten Teile in den verschiedenen Fällen durchaus nicht immer die gleiche Zeit brauchen, um die Verbindung zwischen ihren Organen herzustellen.

Merkwürdigerweise waren für gewöhnlich die Köpfe benachteiligt, und nur einmal hat sich ein Vorderende auf Kosten des Schwanzregenerats entwickelt. Dies geschah bei einer Doppelanlage in der hinteren Körperhälfte, etwa im 71. absoluten Segment. Die orale Komponente betrug 20 Segmente (1 cm), die aborale setzte sich aus 105 immer kleiner werdenden Körperringen (2,5 cm) zusammen. Erwähnt sei, daß die Komponenten zum Vergleich ihrer Längen am besten in Zentimetern oder

Bruchteilen davon gemessen werden. Die Angabe der Segmentzahlen ist insofern ungenau, als die Größe der einzelnen Körperringe nach hinten zu abnimmt, und Stücke von gleicher Segmentzahl unter Umständen

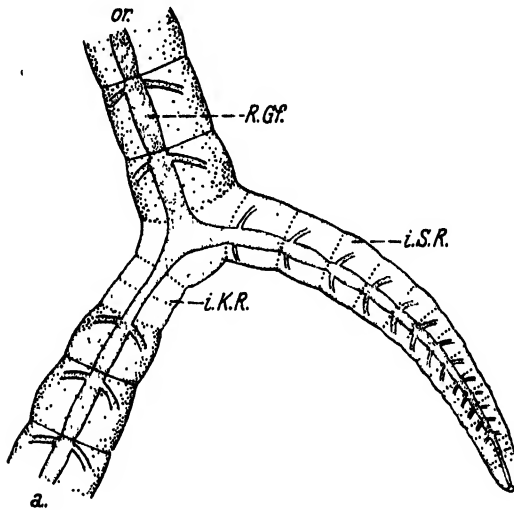


Abb. 15.

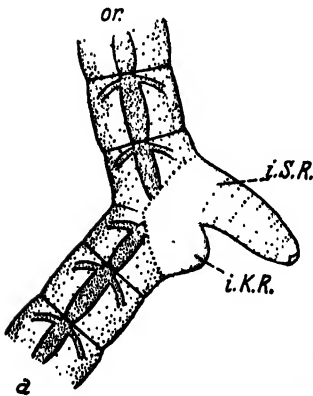


Abb. 16 a.

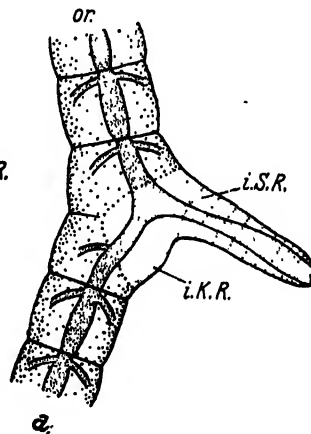


Abb. 16 b

Erklärung der Abb. 15, 16 a und b auf S. 261.

über verschiedene Ausdehnung verfügen können oder umgekehrt Stücke von verschiedener Segmentzahl über die gleiche Länge.

Bei den genannten Vorgängen scheint es im Gegensatz zur Entstehung der später beschriebenen Einzelkegel nicht ausschließlich auf das Längenverhältnis der beiden regenerierenden Komponenten anzukommen, denn es finden sich unter meinen Versuchen zwei Beispiele

dafür, daß das Schwanzregenerat die bevorzugte Stellung einnahm, obgleich es zur kürzeren Komponente gehörte. Allerdings hörte sein Wachstum beide Male nach der Anlage nur weniger Segmente auf, ohne daß eine Afteröffnung sichtbar geworden wäre, während alle übrigen Tiere dieser Art normale Schwänze besaßen.

Wird nun die Entwicklung einer Knospe zugunsten der andern eingestellt, so kann dies auf zwei Arten geschehen. Bei Typus A bleibt der Kegel als Regenerat immer deutlich erkennbar (Abb. 15), bei Typus B dagegen wird er vollständig reduziert, und am Schluß liegt

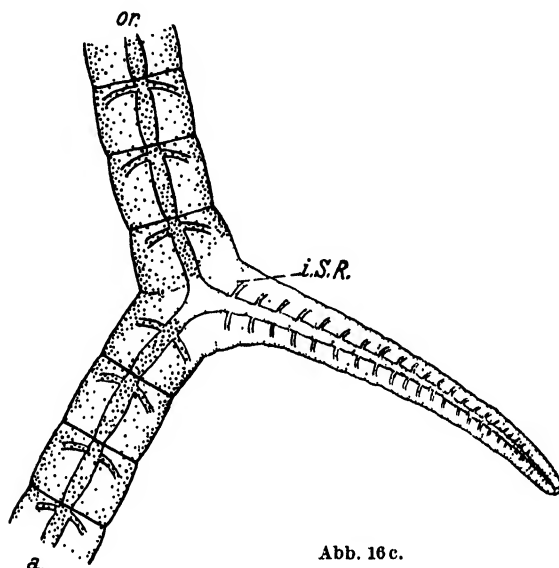


Abb. 16 c.

Abb. 15 und 16. Das Kopfregenerat einer seitlichen Doppelanlage ist zugunsten des Schwanzes unterdrückt worden. Abb. 15. Rudimente des Kopfregenerats bleiben immer erkennbar.

Abb. 16 a—c. Vollständige Reduktion einer Kopfanlage.

ein Tier vor, dessen seitliches Regenerat von Beginn an als Einzelanlage entstanden zu sein scheint (Abb. 16 a—c). Schnitte durch derartige Individuen zeigten ein verschiedenes Verhalten des Zentralnervensystems.

Tier I.

Es handelt sich um eins der schon vorher erwähnten Tiere, dessen Schwanzregenerat auf Kosten des Kopfregenerats ausgebildet wurde, obwohl die vordere Komponente kürzer war als die hintere. Das Längenverhältnis zwischen den alten Teilen betrug 1 : 2 (14 Segm. : 31 Segm. oder 0,7 cm : 1,5 cm).

Das Zentralnervensystem zeigt im vorliegenden Fall noch die typischen Gabelungsstellen der Doppelregenerate, doch ist der Strang,

welcher zum unterdrückten Kopf hinführen sollte, nur minimal ausgebildet. Er endet nach einer ganz kleinen Strecke blind im anliegenden Gewebe. Das Schwanzregenerat hat sich allerdings auch nicht vollkommen entwickeln können. Anscheinend übten die beiden Regenerationszentren gegenseitig Störungen aufeinander aus.

Die Darmsysteme kommunizieren zwar miteinander, aber sie stehen in der Nähe der vorderen Komponente nur durch einen ganz engen Spalt in Verbindung, denn die Epithelien sind hier nicht glatt zusammengewachsen, sondern wuchern teilweise noch stark in das Lumen hinein. Eine größere Menge fester Nahrungspartikelchen hätte diese Stelle wohl kaum passieren können.

Tier II.

Ein anderes Verhalten zeigte das Tier von Abb. 15. Äußerlich unterscheidet sich der irreguläre Teil nicht zu sehr von dem vorhergehend geschilderten. Das Kopfregenerat ist auch hier unterdrückt worden, doch als solches immer noch deutlich zu erkennen: das Schwanzregenerat hat dagegen eine vollkommen normale Ausbildung erfahren. Allerdings war die orale Komponente, deren Fortsetzung es darstellt, bei diesem Wurm länger als die aborale. Auf den Schnittserien ergab sich nun ein wichtiger Unterschied gegenüber dem erstgenannten Tier, denn es ist, wie bei echten Einzelregeneraten, nur eine Gabelungsstelle des Bauchmarks vorhanden. Dadurch wird der Übergang von Doppel- zu Einzelkegeln besonders gut hergestellt.

Die Darmepithelien waren auch hier nicht glatt verwachsen, nur lagen die Wucherungen nicht nahe an dem alten Vorderende, sondern direkt an der Vereinigungsstelle zwischen irregulärem Schwanz und unterdrücktem Kopfregenerat.

Die eben beschriebenen Würmer gehören beide zu Typus A. Von B sind keine Schnitte angefertigt worden, aber es war äußerlich meistens zu erkennen, daß diese wie bei Fall II nur eine Gabelungsstelle des Bauchmarks besaßen. Ob das Darmlumen in besonderen Fällen durch Gewebvorsprünge verengt war, ist nicht sichergestellt. Es kamen zwar Stauungen der aufgenommenen Nahrung in der Verzweigungsgegend vor, indessen ist das kein einwandfreies Kriterium.

bb) Einzelanlagen.

Da die mannigfachsten Zwischenstufen von Doppel- zu Einzelregeneraten beobachtet werden, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese die am meisten abgeleitete Gruppe darstellen. Es scheint

sich auch hier ein gewisser Kampf um die Vorherrschaft abzuspielen, doch ist nur das Endergebnis äußerlich wahrnehmbar, der Vorgang selbst findet im Innern der Tiere statt. Anders ist die Tatsache kaum zu deuten, daß der entstehende Einzelkegel immer den Charakter eines Ergänzungsstückes zur längeren Komponente trägt. Man muß daher annehmen, diese sei in irgendeiner Weise die überlegenere, so daß die zu ihr gehörende Ergänzung jeweils in Erscheinung tritt. Vielleicht beruht dies darauf, daß die größere Komponente rascher auswächst als die kleinere. Das ergibt sich direkt bei einem Vergleich verschieden langer Stücke, wo die erste Anlage einer Neubildung bei einer größeren Anzahl von Segmenten in kürzerer Zeit sichtbar wird, als wenn nur wenige Körperringe fehlende Teile ersetzen müssen. BONNET und v. WAGNER machen ähnliche Angaben. Außerdem scheint die Lage der Gabelstellen bei vollständigen irregulären Doppelregeneraten indirekt darauf hinzudeuten, daß die längere Komponente sich wenigstens in den ersten Stadien des Wachstums im Vorteil befand (vgl. S. 258).

Wird also ein einzelner seitlicher Kegel bei einem operierten Tier gerade eben sichtbar, so erweist er sich mit absoluter Sicherheit als Kopf, wenn der Schwanzteil des Hauptstammes länger ist als das Kopfcende. Ebenso kann man mit Bestimmtheit darauf rechnen, daß dieser Kegel ein Schwanz ist, wenn die vordere Komponente die andere an Länge übertrifft. Wenn es daher für besondere Zwecke galt, irreguläre Einzelregenerate von bestimmtem Charakter zu erhalten, so wurde die Versuchsanordnung dementsprechend variiert, und niemals hat sich eine Abweichung von der Norm ergeben.

Tabelle 5 soll diese Verhältnisse noch einmal erläutern. Es sind mit Absicht nur Wurmstücke der vorderen Körperregion (etwa bis zum 50. Segment) dazu verwandt worden. Diese bestanden stets aus ziemlich ausgewachsenen Körperringen, da die ganzen Tiere durchschnittlich 4—5 cm lang waren.

Man sieht, daß neben einer gewissen Anzahl von Doppelanlagen auch immer Einzelkegel entstehen, die ohne Ausnahme, entsprechend den vorher erwähnten Bedingungen, zu Köpfen oder Schwänzen geworden sind.

Eine Gesetzmäßigkeit im Auftreten von zwei Knospen oder einer einzelnen liegt nicht in der Länge der Komponenten begründet, was wohl am besten bei Abteilung C zum Ausdruck kommt, wo die Doppelkegel innerhalb des Grenzbereichs der Einzelkegel entstehen. Daher ist die Erklärung durch eine größere oder geringere Bauchmarklücke hier wohl ebenso statthaft wie bei den einzelnen Arten der Doppelregenerate untereinander.

Betrachtet man die Einzelregenerate für sich, so ist es bemerkenswert, daß sie auch bei einer Verhältniszahl von 1 : 1 auftreten, wobei

Tabelle 5.

	Anzahl der Versuche	Davon entstanden als Doppelan-lage	Davon entstanden als Einzelan-lage = Kopf-Reg.	Davon entstanden als Einzelan-lage = Schw.-Reg.	Längenverhältnis $\left(\frac{\text{orale Komp.}}{\text{aborale Komp.}} \right)$	
					bei Einzelkegeln	bei Doppelkegeln
Abteilung A: Komponenten= von gleicher Länge (1:1)	6	4	1	1	beim Kopfgenerat (orale Komp.:aborale K.) = 1:1 beim Schwanzregenerat = 1,2:1	1:1
Abteilung B: vordere Kompo- nente = kürzer	10	3	7	—	Grenzfälle 1:4 1:5	Grenzfälle 1:2 1:3
Abteilung C: vordere Kompo- nente = länger	7	4	—	3	Grenzfälle 2:1 8:1	Grenzfälle 3:1 4:1

sich verhältnismäßig wie Schwänze bilden. Mit anderen Worten gestalten sich die Bedingungen für die Komponenten dann gleich günstig, während in allen sonstigen Fällen der kürzere Teil in bezug auf die Ausbildung des zu ihm gehörenden Regenerates benachteiligt ist. Die Entwicklung ebenso vieler Köpfe wie Schwänze bei dem Verhältnis 1 : 1 kommt in der vorhergehenden Angabe zwar nur für zwei Exemplare in Betracht, denn es sind in der vorderen Körperregion nicht mehr Versuche dieser Art gemacht worden. Dasselbe wiederholte sich aber bei Stücken, die aus mittleren Segmenten bestanden (50. bis 80. Segment) und deshalb nicht mit aufgeführt wurden.

Es ist sehr wichtig, daß selbst in oralen Körperpartien (in einem Fall im 21. Segment) seitliche Schwänze entstehen können, wenn nur

die hintere Komponente kleiner war als die vordere. Das Gegenstück, daß sich an alten Schwanzenden irreguläre Köpfe herausdifferenzieren,

findet in der Tabelle keinen Ausdruck, ist aber ebenso erwähnenswert und soll deshalb in einem Beispiel näher erläutert werden.

An einem natürlichen Hinterende von 67 Segmenten wurden die bekannten Schnitte angebracht. Die vordere Komponente betrug ungefähr 0,5 cm (7 Segmente), die aborale, welche sich aus 60 immer kleiner werdenden Körperringen und der Knospungszone mit der Afteröffnung zusammensetzte, hatte eine mittlere Länge von 1,5 cm. Es entstand ein seitliches Einzelregenerat, das einwandfrei als ein Kopf identifiziert werden konnte. Da das ganze Tier, von dem das Hinterende stammte, über eine beträchtliche Länge verfügte, so lag dieses irreguläre Vorderende in einer Region, welche ursprünglich dem 100.—110. Segment entsprach. — Es kommt also, um es noch einmal zusammenfassend zu sagen, für alle Körperregionen genau dasselbe in Betracht, wie es in der Tabelle für ein Niveau bis zum 50. Körperring dargestellt wurde. Eine solche Tatsache steht im Gegensatz zu den Untersuchungen, die von HYMAN an *Lumbriculus* ausgeführt wurden. HYMAN stellte an kleinen Teilstücken in den anterioren Partien ausgesprochene Tendenz zur Kopfbildung, in den posterioren dagegen zur Schwanzbildung fest. Bereits v. HAFFNER erwähnt eine Unstimmigkeit zwischen seinem Versuch, wo im 47. Segment noch ein zweiter Kopf entstand, und den Ergebnissen HYMANS, doch ist diese bei meinen Befunden noch weit größer. v. HAFFNER glaubt, daß die Versuchsanordnungen zu verschieden wären, um miteinander verglichen werden zu können, da HYMAN mit wenigen Segmenten arbeitete, während seine Befunde für größere Wurmstücke Geltung haben. Außerdem meint er, daß die amerikanische Form (*Lumbriculus inconstans*) anderen Bedingungen unterliegen könnte als die europäische (*Lumbriculus variegatus* MÜLL.).

Die letzte Begründung wird durch meine Resultate bei isolierten Segmenten von *Lumbriculus variegatus* MÜLL. behoben, welche große Übereinstimmung mit den Aussagen amerikanischer Autoren über *Lumbriculus inconstans* und *Lumbriculus limosus* aufweisen. Ferner ist dadurch zweifelhaft geworden, ob es sich mit kleinen Teilstücken einwandfrei beweisen läßt, daß der Wurmkörper am Vorderende mehr zur Bildung von Köpfen, am Hinterende dagegen zur Bildung von Schwänzen neigt.

Die irregulären Einzelkegel weichen in ihrem inneren Bau für gewöhnlich nicht vom Normaltypus eines Kopf- bzw. Schwanzregenerats ab. Hin und wieder kommen allerdings auch Änderungen vor. So setzt sich ein Vorderende manchmal aus weniger als 8 Segmenten zusammen, oder der Kopfappen ist nur minimal ausgebildet, was der Kopfform

ein etwas anderes Aussehen verleiht. Bei den Schwanzregeneraten kann es auch hier geschehen, daß das Wachstum aufhört, wenn erst wenige Segmente vorhanden sind, ohne daß ein Durchbruch des Darms in Form der Afteröffnung zustande kommt.

Die Art der inneren Verzweigung stimmt vollständig mit den Angaben früherer Autoren überein. Für irreguläre Vorderenden hat v. HAFNER dies genauer beschrieben, für ein zweites Hinterende trifft die Schilderung des doppelschwänzigen Naturfundes von CORI zu. Es ist stets nur eine Gabelstelle bei jedem Organ vorhanden.

Auf Grund einiger Präparate von derartigen Versuchstieren wurde der anatomische Bau dieser Verzweigungen näher untersucht. Darm wie Blutgefäße sind jedesmal ohne Besonderheiten in Kommunikation getreten, jedenfalls ist auf den Schnitten niemals ein Vordringen der Epithelien in das Innere hinein festgestellt worden.

Zweifellos zeigten die Tiere, welche zu weiteren Versuchen dienten, ein ähnliches Verhalten. Es gab allerdings Exemplare, deren Komponenten sich nach einiger Zeit trennten, wobei die Verdoppelungsstelle häufig als ganzer Komplex abgeschnürt wurde. Meistens trat zum Schluß dann Zerfall ein, und es ist wohl möglich, daß unrichtige Verwachsung eines der genannten Organe mehrmals die Ursache dazu gewesen ist.

Während sich also Darm und Gefäße in einfacher Weise verzweigen, ist dies beim Nervensystem bedeutend schwieriger zu übersehen. Sicher ist, daß die entsprechenden größeren Partien immer aufeinander treffen; so verwächst eine Ganglienzellschicht nur mit demselben Teil beim anderen Strang, und ebenso stößt Neurochordregion stets auf Neurochordregion. Es war jedoch gerade bei diesen zuletzt genannten Elementen nicht möglich, eine klare Vorstellung von ihrer Gabelungsart zu erhalten. Dies liegt einmal daran, daß die LEYDIGSchen Fasern erst sehr spät zu einiger Stärke heranwachsen. (Eine gleiche Angabe macht RABES für Lumbriciden.) Die Konservierungen erfolgten darum gewöhnlich schon, wenn die Stützstäbe noch kaum sichtbar waren. Außerdem sind auch nur wenige Schnittpräparate angefertigt worden, denn das meiste Material mußte für andere Untersuchungen herangezogen werden. CORI gibt bei der Beschreibung seines Naturfundes die Abbildung einer Neurochordgabelung an. Danach spaltet sich jeder Strang einzeln auf, und die Verhältnisse gestalten sich aus diesem Grunde recht kompliziert. Ob nun die Tendenz, gleiche Teile zur Verwachsung zu bringen, tatsächlich jedesmal soweit geht, daß sich jede Faser nur mit der entsprechenden verbindet, oder ob noch andere Kombinationen möglich sind, konnte, wie gesagt, nicht klargelegt werden.

Abb. 11 zeigte bereits ein frühes Stadium bei einem seitlichen Einzelregenerat. Die Knospe wird hier zu einem Kopf, was man schon äußerlich an der runden Form erkennen kann. Ein Hinterende ist von

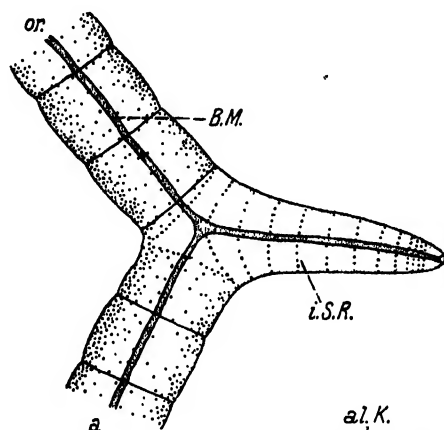


Abb. 17

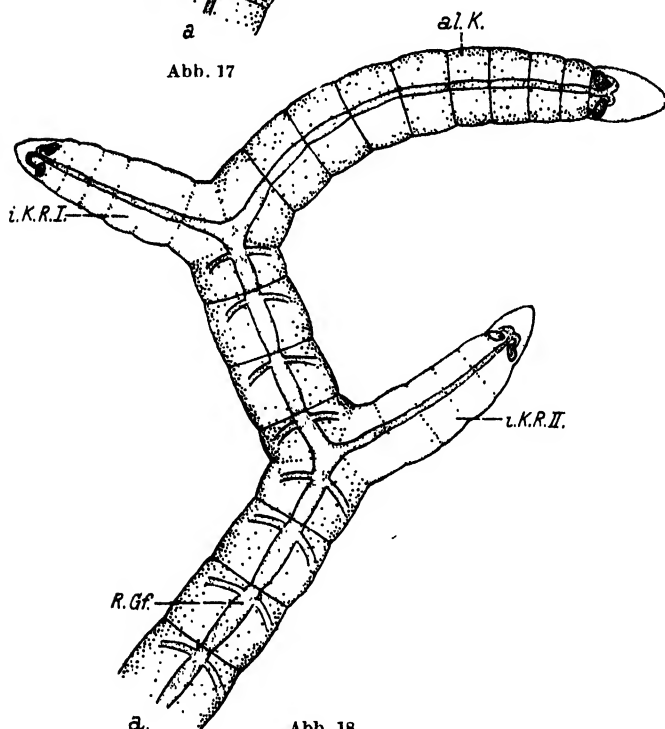


Abb. 18.

Abb. 17 und 18. Seitliche Einzelanlage vollständig entwickelt. Abb. 17. Seitlicher Schwanz. Abb. 18. Dreiköpfiges Tier, dessen laterale Köpfe je aus einer Einzelanlage hervorgegangen sind.

vornherein etwas schlanker und vor allen Dingen kegelförmig zugespitzt, wie es auch MÜLLER (1908) angegeben hat. Sonst ist die Art des Ansatzes am alten Wurmkörper äußerlich dieselbe.

Abb. 17 und 18 geben je ein Tier mit vollständig ausgebildeten Einzelregeneraten wieder. Bei Nr. 17 ist es ein Schwanz, bei Nr. 18 sind es sogar zwei einzelne Köpfe, die an verschiedenen Stellen des Wurmkörpers nacheinander hervorgerufen wurden. Der alte Kopf blieb bei diesem Tier erhalten, und es entstand auf diese Weise ein dreiköpfiges Tier, dessen Vorderenden sämtlich zu verschiedenen Zeiten ausgebildet worden sind.

Die Stellung der seitlichen Einzelregenerate zum alten Körperstamm ist nicht immer gleich. Sie bilden durchaus nicht nur einen Winkel von 90° mit der Hauptachse, wie es v. HAFNER für seine Exemplare betont. Vielmehr wird ausgesprochen auf die Art der Bewegungsweise Rücksicht genommen. Beim Kriechen durch die Pflanzenfasern ist eine rechtwinklige Stellung unbequem, und größere Seitenzweige werden dabei meistens nach hinten verschoben. Ein Kopfregenerat erscheint dann fast entgegengesetzt gerichtet und erweckt beinahe den Eindruck einer Heteromorphose. Für gewöhnlich jedoch steht es schräg nach vorne und kann bei Gelegenheit den übrigen Körper auch einmal nach sich ziehen. Schwanzregenerate werden dagegen immer nach hinten gedreht, wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben. Nur in frühen Stadien nehmen die Regenerationskegel ungefähr rechtwinklige Lage zur Hauptachse ein.

cc) Zusatz.

a) Beschreibung dreischwänziger Würmer.

Dreischwänzige Würmer sind unter meinen Versuchen zweimal zu beobachten gewesen, doch unterschieden sie sich außerordentlich von dem eben erwähnten Exemplar mit drei Köpfen. Sie sollen hier nur angefügt werden, weil die beiden seitlichen Hinterenden auch in der Frontalebene des alten Wurmkörpers lagen wie alle bisher beschriebenen irregulären Neubildungen. Das Wesentliche an den Tieren ist die gleichzeitige Entstehung der beiden hellen Schwanzregenerate. Diese wuchsen auf denselben Schnitt hin rechts und links vom alten Vorderende aus.

Versuch 1 (Abb. 19).

In der vorderen Hälfte eines *Lumbriculus* wurden die angegebenen Operationen zur Erzeugung seitlicher Regenerate ausgeführt. Die Komponenten betrugen je 1 cm (13 Segmente). Statt der erwarteten Doppel- oder Einzelanlage auf einer Seite wurde jedoch jederseits der Schnittstelle ein Einzelkegel sichtbar. Beide erwiesen sich schon nach kurzer Zeit als Schwänze, doch hatte nur einer von ihnen größere Entwick-

lungsmöglichkeit. Er bestand nach 4 Wochen aus 47 Segmenten mit Knospungszone und After, während der andere nur vier Körperringe angelegt hatte, ohne daß ein Darmdurchbruch nach außen erfolgt war. Die alten Komponenten bildeten währenddessen auch die regulären Regenerate aus, so daß ein dreigeschwänzter Wurm entstand.

Bei diesem Tier wurde ganz besonders die Strömungsrichtung des Blutes im Dorsalgefäß beobachtet, welche durch die Teile in Skizze 19a näher veranschaulicht werden sollen. Man erkennt, daß das Blut mög-

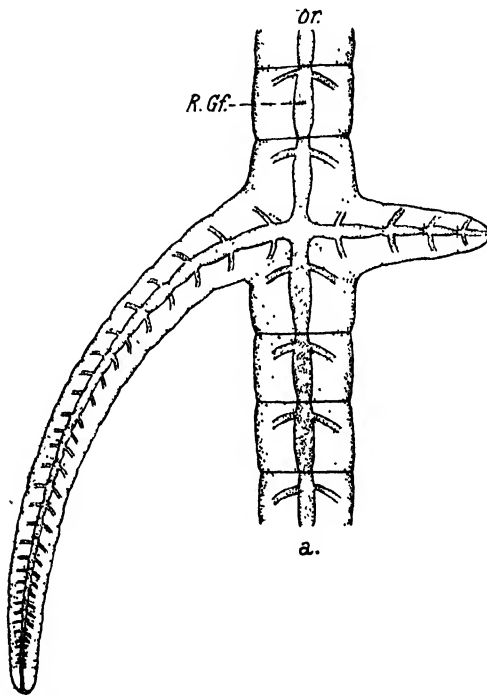


Abb. 19. Dreischwänziges Tier. Das ursprüngliche Hinterende ist zu dem in der Mitte gelegenen Schwanz geworden.

lichst von den Hinterenden nach vorne fließt, wie es im allgemeinen üblich ist. Die Kontraktionswellen aus den verschiedenen Schwänzen gelangen meistens nacheinander, also einzeln an die Verzweigungsstelle, und nur ganz selten treffen zwei oder alle drei gleichzeitig dort ein. Genauer zu verfolgen waren nur die isoliert ankommenden Stöße. Diese setzten sich zwar immer in den oralen Abschnitt fort, doch wurden dabei jedesmal auch größere Blutmengen in die anderen Schwanzregenerate gepreßt, so daß in den betreffenden Segmenten rückläufige Kontraktionen entstanden. Sie pflanzten sich allerdings niemals weiter fort, sondern blieben auf einen Körperring beschränkt.

Rückstöße durch ein Segment sind nicht so selten, wie es wohl den Anschein haben könnte. Etwas Ähnliches kommt bei oral gelegenen Schnittflächen vor, wenn nach einer Operation noch kein natürlicher Abfluß für die Blutmengen vorhanden ist, welche vom hinteren Ende nach den vorderen Partien gepumpt worden sind. Das war sowohl am oralen Pol kleiner Teilstücke als auch bei Entwicklungsstadien irregulärer Köpfe mehrere Male zu bemerken.

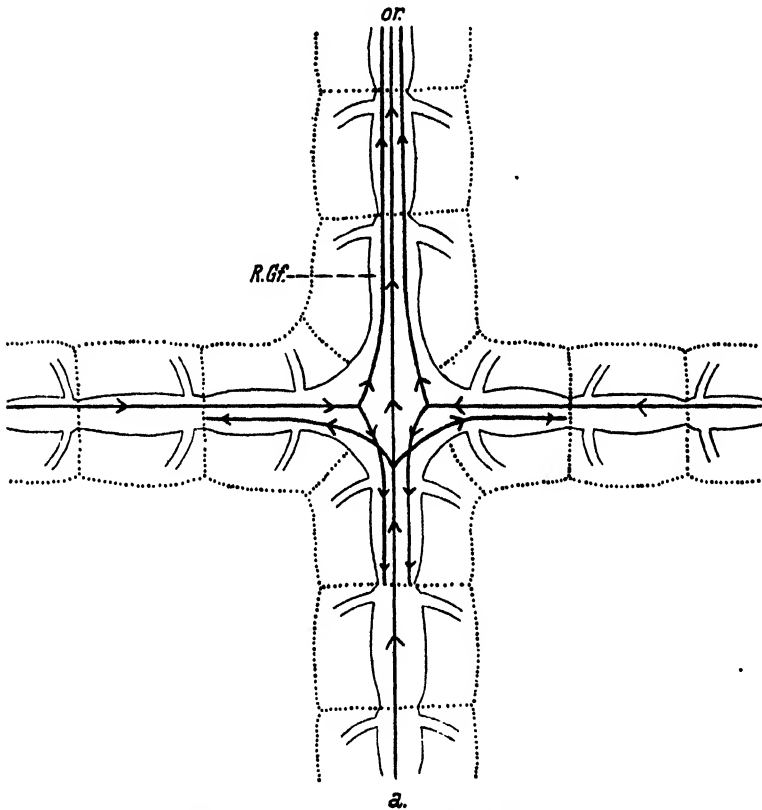


Abb. 10a. Blutströmungsrichtungen im Dorsalgefäß des Tieres von Abb. 10.

Darminhalt wurde bei diesem dreischwänzigen Wurm nur im regulären Schwanz beobachtet.

Nach 4 Wochen trat über Nacht Trennung ein. Die Gabelstelle mit dem kürzeren irregulären Schwanz konnte nicht mehr aufgefunden werden, dagegen war das reguläre Kopfregerat mit 10 alten Segmenten erhalten geblieben, ebenso das reguläre Schwanzregerat mit 7,5 alten Segmenten und ein Teil des längeren irregulären Hinterendes, bestehend aus 43 Körperringen. Alle drei Abschnitte ergänzten sich nach kurzer

Zeit durch entsprechende Neubildungen zu normalen Tieren. Durch den Zerfall war es leider nicht möglich, auf Schnittserien größere Klarheit über den Verlauf des Bauchmarks zu erlangen. Lebendbeobachtungen konnten nur in geringem Umfang angestellt werden, da das Tier sehr unruhig war, wenn es sich in Rückenlage befand. Doch hatte ich den Eindruck, als ob die Bauchmarkstränge alle miteinander in Verbindung standen.

Auch beim zweiten Falle konnte diese Frage nicht gelöst werden.

Versuch 2.

Hier handelt es sich um ein Tier, das nach der üblichen Operation einen geringen Doppelkegel angelegt hatte, welcher aber durch Reduktion der unteren Knospe sehr rasch zu einer einfachen Bildung wurde. Das Verhältnis der vorderen Komponente zur aboralen war 1,5 : 0,5 cm. Auffallenderweise lag die Neubildung ziemlich in der Sagittalebene des alten Tieres. Dem Habitus nach schien es ein Schwanzregenerat zu sein, das 10—15 Segmente angelegt hatte. In einem ziemlich frühen Stadium wurde dieser Zweig zu einem besonderen Versuch nahe der Gabelstelle abgeschnitten, und an seiner Stelle bildeten sich nun zwei Schwänze, die anfangs mehr ventral, später vollständig lateral zu dem ursprünglichen Körper gelagert waren. Der entfernte Regenerationskegel wurde isoliert weiter beobachtet, um festzustellen, ob er imstande wäre einen Kopf zu bilden, doch zerfiel er bei diesem Experiment. Bedauerlicherweise ist er nicht konserviert worden, denn nachträglich erscheint es zweifelhaft, ob es sich in Wirklichkeit um einen echten Schwanz gehandelt hat. Gerade bei den Regeneraten in der Sagittalebene gibt es nämlich Formen, welche innerlich eine Doppelbildung darstellen, worauf erst im nächsten Abschnitt näher eingegangen werden kann. Diese waren mir damals noch gar nicht bekannt, und da sie in der ersten Zeit nur schwer zu identifizieren sind, ist es möglich, daß in dem betreffenden Kegel ein ähnliches Gebilde vorlag. Aus den genannten Gründen kann es als solches aber der Beobachtung entgangen sein.

Die beiden Hinterenden, welche anstatt dessen auftraten, bildeten in Gemeinschaft mit den ursprünglichen Teilen wieder ein dreischwänziges Tier, welches große Ähnlichkeit mit dem oben beschriebenen besaß. Das Wachstum des einen Kegels hatte auch bei diesem Wurm sehr bald eine Grenze. Nach 11 Tagen waren 10 Segmente ohne Afteröffnung angelegt, während der zweite Schwanz sich aus 20 Segmenten zusammensetzte und einen After besaß. Um den inneren Bau zu untersuchen, wurde das Tier nicht weiter am Leben erhalten, sondern fixiert.

Die Schnitte zeigen jedoch, daß die Konservierung zu früh erfolgte, da an der Gabelstelle noch keine genauen Verhältnisse erkennbar sind. Vor allem besteht das Bauchmark in dieser Gegend aus einer Anhäufung von Zellkomplexen, ohne daß sich weitere Differenzierungen mit Sicherheit feststellen lassen. Einzig über den Darm können nähere Angaben gemacht werden. Es ergab sich, daß alle vier Teilstücke durch normale Verwachsung in Kommunikation miteinander standen. Trotzdem sammelte sich alle Nahrung an der Verzweigungsstelle, ohne daß in einem der Hinterenden jemals Darminhalt zu bemerken gewesen wäre.

Durch die geschilderten Verhältnisse ist es leider nicht möglich, sich ein genaues Bild über die Entstehungsart dieser Monstra zu machen, vor allem muß die Frage offen bleiben, ob nur eine oder alle beide Komponenten an der Ausbildung der irregulären Regenerate beteiligt waren.

β) Komponenten, um 180° gegeneinander gedreht.

Bisher war stets die Rede von Neubildungen an einem Wurm, dessen Komponenten sich während der Operationen gar nicht oder nur unwesentlich umeinander gedreht hatten. Es kommen indessen auch stärkere Torsionen vor, deren Extremfall bei einer Drehung um 180° erreicht wird. Diese traten allerdings nur zweimal auf, was sehr erklärlich ist, denn bei einer so starken Dehnung wird die Gewebebrücke zwischen den Komponenten nur in den seltensten Fällen erhalten, bleiben sondern vollständig zerreißen.

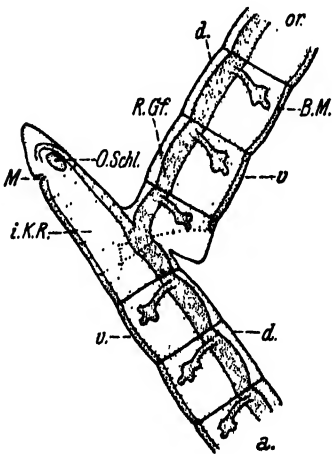


Abb. 20. Die beiden Komponenten des alten Teils sind um 180° gegeneinander gedreht. Nur die aborale Komponente hat ein typisches Regenerat gebildet.

Die irregulären Teile entstehen auf der Ventralseite des Körperendes, zu dem sie gehören, jedoch ist das nur für das Kopfgenerat vollständig erwiesen, weil bei dem einzigen bis zum Ende beobachteten Tier (Abb. 20) nur ein etwas größerer Wundverschluß an Stelle des irregulären Hinterendes gebildet war.

Die irregulären Teile entstehen auf der Ventralseite des Körperendes, zu dem sie gehören, jedoch ist das nur für das Kopfgenerat vollständig erwiesen, weil bei dem einzigen bis zum Ende beobachteten Tier (Abb. 20) nur ein etwas größerer Wundverschluß an Stelle des irregulären Hinterendes gebildet war.

Das zweite Exemplar dieser Art wurde in einem sehr frühen Stadium konserviert, dessen Schnitte noch keine Schlüsse betreffs des Schwanzes zulassen.

Die Bewegungsweise des Individuums von Abb. 20 war sehr kompliziert. Eine dorsoventrale Lage wurde indessen stets bevorzugt, und

so mußte eine der beiden Komponenten anfangs auf dem Rücken kriechen, wenn die andere den Boden mit der Ventralseite berührte. Später traten äußere Rückdrehungen auf, wodurch erreicht wurde, daß beide Stücke der Unterlage möglichst dieselbe Körperfläche zukehrten. Die irregulären Regenerate lagen dabei in der Frontalebene, und zwar jetzt auf derselben Seite und nicht mehr rechts und links vom alten Teil. Der innere Zusammenhang der beiden Teilexemplare schien weit loser zu sein als bei den sonstigen Versuchstieren, denn beide Komponenten zeigten in besonders auffallendem Maße verschiedene Impulse und bewegten sich nicht einheitlich fort.

Nach Lebenduntersuchungen konnte keine Verbindung zwischen den Nervensträngen der alten Teile festgestellt werden. Dagegen standen die Blutgefäße deutlich miteinander in Kommunikation, was nicht weiter verwunderlich ist, da sie unter den Lagebedingungen nach der Operation direkt aufeinanderstießen. Hierdurch unterscheiden sich die Exemplare mit einer Torsion um 180° von den Transplantationen dieser Art (JOEST an Lumbriciden). Die Erklärung liegt darin, daß der Zusammenhang zwischen den Komponenten bei meinen Versuchen an einer Stelle (hier zufällig in der Nähe der Dorsalgefäße) gewahrt bleibt und die Drehung deshalb nur nach außen erfolgen kann, während Transplantate anders zusammengefügt werden müssen. -- Die Verhältnisse beim Verdauungssystem blieben unklar, denn die Lebendbeobachtungen ergaben kein sicheres Bild. Darminhalt wurde niemals gesehen. Am 14. Tage zeigte das Tier Zerfallerscheinungen.

b) Irreguläre Regenerate in der Sagittalebene.

Die irregulären Regenerate in der Sagittalebene bieten manche interessanten Besonderheiten. Im ganzen gibt es unter meinem Versuchsmaterial nur wenige Tiere, welche derartige Neubildungen aufweisen, doch sind sie eine wertvolle Ergänzung der in dieser Richtung bekannt gewordenen Fälle. Für *Lumbriculus* ist meines Wissens nirgends etwas Ähnliches angegeben. Aber man hat solche Verdoppelungen in der freien Natur bei anderen Anneliden gefunden, so ANDREWS bei *Podarke obscura* und JOEST bei *Allolobophora foetida*.

Experimentell gelang es JOEST, auf dem Wege der Transplantation mit *Lumbricus rubellus* Monstra herzustellen, die dem Naturfund von *Podarke* außerordentlich glichen. Dagegen handelt es sich bei meinen Versuchen niemals um Pfropfstücke, sondern um postembryonale Regenerate, welche auf der Ventralseite eines operierten Tieres auswuchsen. ANDREWS beschreibt bei *Podarke* ein ventral gelegenes Hinterende, dessen Bauchmark die Fortsetzung des Vorderendes bildet, während das Nervensystem des anderen Schwanzes keinen Zu-

sammenhang damit aufweist. Er ist nun der Meinung, daß dieses Hinterende als irreguläres Regenerat bei dem erwachsenen Tier entstanden sei, weil es teilweise deutlich aus hellem Gewebe bestand, also wahrscheinlich jüngeren Ursprungs war. Diese Auffassung wird von JOEST gestützt, welcher bei seinem Exemplar von *Allolobophora foetida* Verhältnisse fand, die ihm einen gewissen Aufschluß über die Entstehungsart der von ANDREWS beschriebenen Individuen zu geben schienen. Er nennt seinen Fund eine »partielle Doppelbildung«, weil das Nebenregenerat nicht vollständig zu einem zweiten Schwanz ausgewachsen ist, sondern nur aus einer segmentierten Vorwucherung der Bauchseite besteht (vgl. JOEST 1897). Die Ansicht, daß es sich in beiden Fällen um regenerative Vorgänge gehandelt habe, wird außerordentlich wahrscheinlich bei der Betrachtung der Neubildungen, welche sich unter meinen Versuchen vorfanden. Bei den drei wichtigsten Exemplaren traten die ventralen Auswüchse als Doppelanlage in Erscheinung, aus welcher sich bei einem Tier Kopf und Schwanz herausdifferenzierten, bei den anderen aber zwei zu einem Regenerat zusammengewachsene Hinterenden hervorgingen.

Tier A.

Orale Komponente = 0,4 cm (8,5 Segmente).

Aborale Komponente = 1 cm (21 Segmente).

Die Doppelanlage bleibt beim Auswachsen als solche äußerlich erhalten, was aus Abb. 21 zu ersehen ist. Der orale Kegel (*or.Kg.*) wird der Schwanz, der aborale (*a.Kg.*) der Kopf. Sie bilden also wieder die entsprechende Fortsetzung des Vorder- bzw. Hinterendes, wie es ebenso

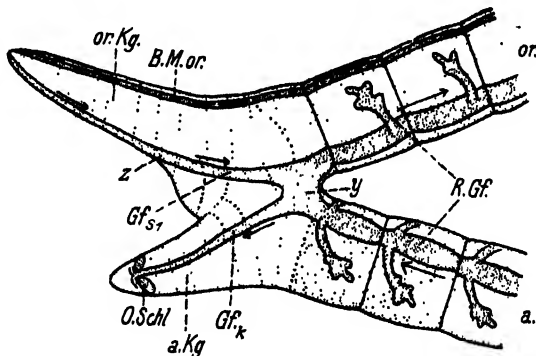


Abb. 21. Doppelkegel auf der Ventralseite eines Wurmsegmentes. Die Pfeile geben die Richtung der Blutströmungen im Dorsalgefäß an.

für die Doppelregenerate in der Frontalebene festgestellt werden konnte. Trotz dieser Übereinstimmung verhält sich das Tier in bezug auf den inneren Bau der Verzweigungsstelle ganz anders. Die Konservierung des Wurmes wurde 7 Tage nach der zweiten Operation vorgenommen. Auf den Schnitten, welche genau quer zum irregulären Schwanzregenerat verliefen und die übrigen Teile in mehr oder weniger schräger Richtung

trafen, ist klar zu erkennen, daß die Neubildungen an sich die gewöhnliche Kopf- bzw. Schwanzgestalt besitzen. Nur an der Verwachungsstelle weichen die Verhältnisse von der Norm ab. Rückenblutgefäße und Darmsysteme der alten Teile sind miteinander in Verbindung getreten, niemals aber die Nervenstränge. Bei einer Drehung der Komponenten um 180° konnten wir etwas Ähnliches bemerken, und ebenso sind im vorliegenden Fall die Gründe für eine solche Erscheinung auf besondere Versuchsbedingungen zurückzuführen. Vergewärtigt man sich noch einmal die Art der Schnittführung (Abb. 9), so erkennt man, daß die Enden des Bauchmarks an der Schnittstelle II a sehr weit voneinander entfernt liegen. Wachsen die Komponenten nun aus, so werden die ventralen Partien vorerst kaum zusammentreffen. Ob noch eine spätere Vereinigung bei dem besprochenen Tier möglich gewesen wäre, ist schwer zu sagen, doch halte ich es für unwahrscheinlich auf Grund der Befunde, die bei den nächsten Versuchstieren beschrieben werden sollen. Dagegen können dorsale und in der Körpermitte gelegene Organe ohne weiteres die Verbindung herstellen, selbst wenn das alte Hinterende, wie hier, außerdem noch ein wenig gegen den ursprünglichen Vorderteil gedreht ist. In Abb. 21 kommt dies dadurch zum Ausdruck, daß man den vorderen Abschnitt des alten Teils ganz von der Seite her sieht, während man vom aboralen auch schon in der Nähe der Gabelstelle eine mehr dorso-laterale Ansicht hat.

Der Darm ist in gewöhnlicher Weise zusammengewachsen, derart, daß vier Abschnitte von einer sackartig erweiterten Stelle abzweigen. Nahrung, welche vom regulären Vorderende aufgenommen wurde, blieb in dieser Gegend liegen und gelangte weder durch das irreguläre Schwanzregenerat noch durch die aborale Komponente nach außen. Im irregulären Kopfregerat war in der ganzen Zeit kein Darminhalt zu beobachten.

Ganz eigenartig gestalteten sich die Verhältnisse beim Rückenblutgefäß. Die Abschnitte der alten Teile konnten sehr rasch wieder miteinander in Kommunikation treten, doch ist der Weg, den die Zweige zu den irregulären Regeneraten nehmen, recht kompliziert. Der Punkt (y), an welchem sich die Dorsalgefäße treffen, liegt gerade auf der entgegengesetzten Seite wie die Regenerate, und das Blut sucht sich nun auf jede Weise den Weg dahin. Schon im Leben konnte festgestellt werden, daß auf beiden Seiten der Vereinigungsstelle kontraktile Gefäße vorhanden waren. Die Schnitte ergaben noch manchen wertvollen Aufschluß, doch ist die Differenzierung der einzelnen Teile offensichtlich noch nicht beendet gewesen, als die Fixierung des Tieres erfolgte.

Überall in der Leibeshöhle findet man Blutlakunen, von denen nicht anzugeben ist, welchem Abschnitt sie sich eingegliedert hätten. Klar erkannt wurde, daß von dem großen Blutsinus bei *y* ein Strang zum Kopf hinzieht (Abb. 21, *Gf.k.*). Ferner entspringt auf derselben Seite ein starkes Gefäß (*Gf.s₁*), das sich zum irregulären Schwanzregenerat hin-

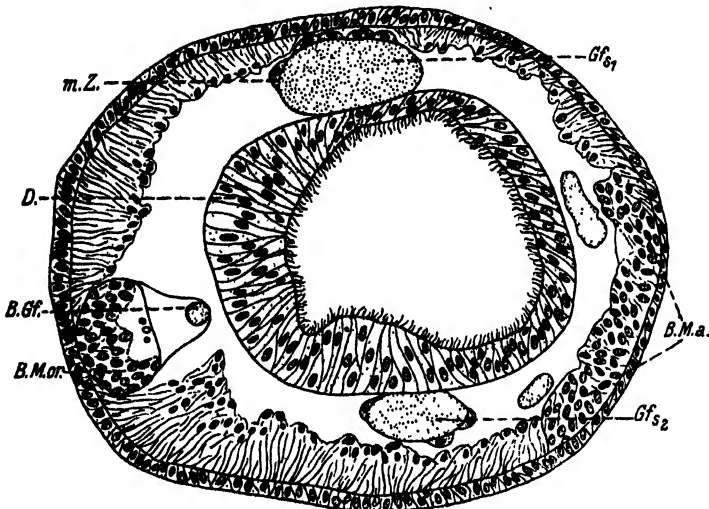


Abb. 22. Querschnitt durch die Verwachsungsstelle des Irregulären Regenerats von Abb. 21. Das Bauchmark des Irregulären Kopfes, das von der aboralen Komponente her stammt (*B.M.a.*), ist schräg getroffen ($130\times$ vergr.).

wendet. Auf der anderen Seite des Darmes aber, in dieser Sicht also vollständig verdeckt, läuft noch ein zweiter, etwas schwächerer Strang (*Gf.s₂* = in Abb. 22). In der Gegend des Punktes *z* (Abb. 21) vereinigen sich beide und werden von da ab gemeinsam zum Dorsalgefäß des irregulären Schwanzes. Ob vom Blutsinus bei *z* etwa noch ein Teil zum Kopfregenerat abfließt, war nicht mit Sicherheit zu ermitteln.

Tier B.

Orale Komponente = 1,3 cm (15 Segmente).

Aborale Komponente = 1 cm (12 Segmente).

Es entsteht ein Doppelkegel, dessen oberer Abschnitt (Abb. 23, *or.Kg.*) im Wachstum jedoch bald überwiegt. 4 Tage nach der Operation tritt plötzlich eine Gabelung dieses Teiles bei Punkt *x* auf, während der aborale Kegel (*a.Kg.*) reduziert erscheint. Zugleich bildet sich zwischen den Punkten *e* und *e'* eine Einschnürungsstelle, und die aborale Komponente vollführt lebhaftere Drehbewegungen. Nach 2 weiteren Tagen ist in dieser Gegend Durchschnürung eingetreten. Es entstanden

somit zwei Individuen: erstens das orale Stück mit der irregulären Neubildung und zweitens der aborale Teil, welcher im Laufe einer Woche ein normales Kopfregerat ausgebildet hatte und von da ab nicht weiter beobachtet wurde. — Das erstgenannte Tier bildete an der Durchschnürungsstelle auch wieder einen neuen Regenerationskegel aus. Nach den Gesetzen der Polarität hätte dieser ein Schwanz werden müssen, da ein aborales Ende verloren gegangen war. Indessen trug das Regenerat deutlichen Kopfcharakter. Allerdings war kein Kopflappen vorhanden, und wir haben es daher nur mit einer Mißbildung zu tun, doch konnten auf Schnitten ein wohlausgebildetes Gehirn und die Mundöffnung nachgewiesen werden.

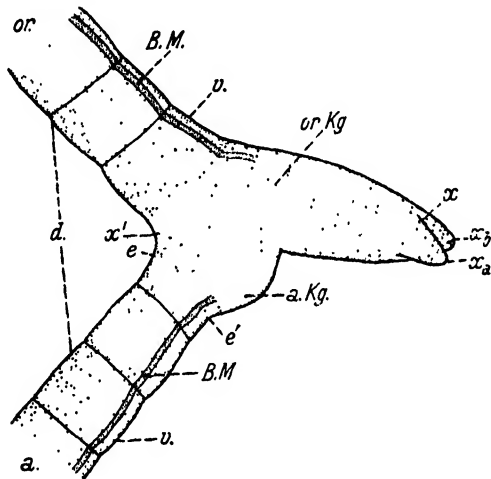


Abb. 23. Irreguläre Doppelanlage auf der Ventralseite. Der aborale Kegel (*a.Kg.*) wird reduziert, der orale Kegel (*or.Kg.*) besteht aus zwei miteinander verwachsenen Hinterenden, die sich im Punkt *x* wieder trennen.

Es hingen jetzt an der ursprünglich oralen Komponente einmal die Doppelbildung *or.Kg.*, welche sich mittlerweile noch weiterentwickelt hatte, und eine Art von heteromorphem Kopf. Anscheinend war das komplizierte Gebilde für eine normale Bewegungsweise sehr hinderlich, und im Laufe von 10 Tagen bildete sich eine Einschnürungsstelle kurz vor dem irregulären Teil, wodurch dieser wahrscheinlich abgetrennt werden sollte. Um ein willkürliches Zerreißen mit größeren Verletzungen zu verhindern, wurde die orale Komponente daher bis auf zwei alte Körperringe durch einen Querschnitt entfernt. An der Wundstelle entwickelte sich ein normales Kopfregerat. Zum Schluß lag also ein Tier vor, wie es in Abb. 24 dargestellt ist. Man erkennt außer dem regulären Kopfregerat und den zwei alten Segmenten, dem Rest der

oralen Komponente, die heteromorphe Kopfmißbildung von 7 Segmenten. Daran schließt sich die ehemalige Doppelbildung *or.Kg.* an, die sich aus einem Einzelabschnitt von 23 Segmenten und zwei davon abzweigenden Schwänzen von 25 und 12 Segmenten zusammensetzt.

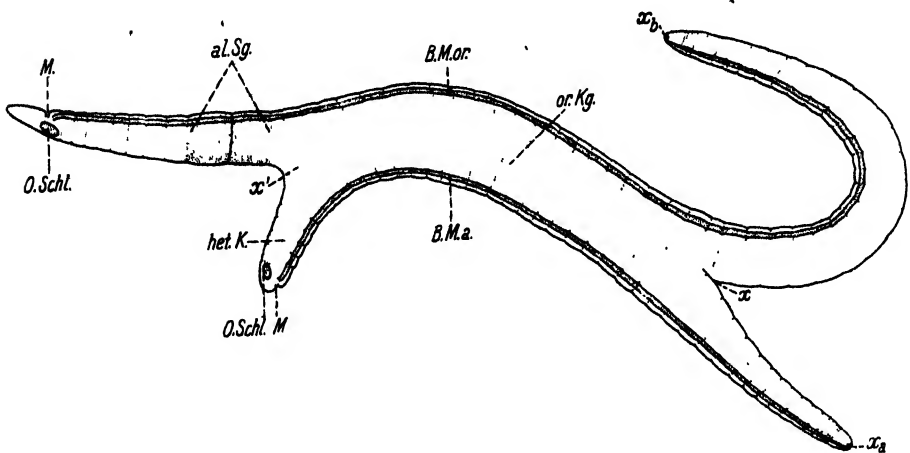


Abb. 24. Weiterbildung des ventralen Regenerats aus Abb. 23. An Stelle der aboralen Komponente ist eine heteromorphe Kopfmißbildung entstanden. (Bedeutung der Abkürzungen siehe Verzeichnis am Schluß der Arbeit.)

Der gemeinsame Teil zwischen den beiden Köpfen und Hinterenden zeigt nun sehr eigenartige Verhältnisse in bezug auf seinen anatomischen Bau. Alle Organe, die in der Längsrichtung des Körpers verlaufen, sind in Zweifzahl vorhanden. Doch wurden nur die beiden Zentralnervensysteme in Abb. 24 eingetragen, um den Eindruck nicht zu verwirren. Einzelheiten werden besser mit dem nächsten Fall zusammen geschildert, von dem sich das vorliegende Exemplar kaum unterscheidet.

Tier C.

Orale Komponente = 0,3 cm (6,5 Segmente).

Aborale Komponente = 1 cm (17,5 Segmente).

Bei der entstehenden Doppelanlage entwickelt sich ebenfalls nur der obere Kegel (Abb. 25, *or.Kg.*), der untere (*a.Kg.*) wird reduziert. Ohne weitere Operation erfolgte nach 13 Tagen die Konservierung des Tieres.

Die irregulären Regenerate beider Individuen stimmen in ihrer äußeren Gestalt fast vollständig überein. Man vergleiche dazu am besten Abb. 25 mit Abb. 23, wo die aborale Komponente von Fall B

noch nicht durch den heteromorphen Kopf ersetzt wurde. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Gabelung an der Spitze der Neubildung bei Tier C unterblieben ist. Auch in der inneren Beschaffenheit beider Tiere scheint große Übereinstimmung zu herrschen, wenn man

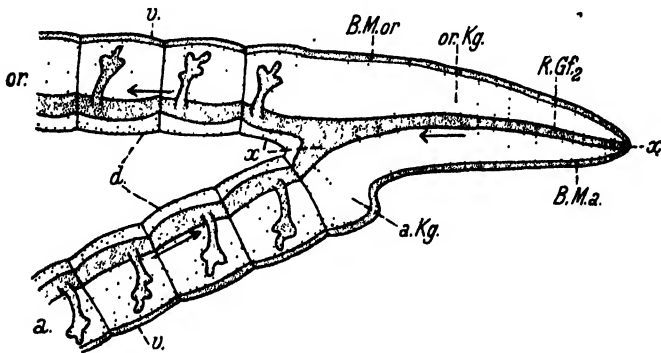


Abb. 25. Das ventrale Regenerat ist von derselben Beschaffenheit wie bei dem Wurm von Abb. 23, nur hat keine Trennung der beiden verwachsenen Schwanzenden mehr stattgefunden.

davon absieht, daß auf den Längsschnitten durch Wurm B nicht alle Verhältnisse so klar zutage treten wie auf den Querschnitten durch C; doch wird im folgenden stets darauf hingewiesen werden.

Bei beiden Exemplaren finden sowohl die Organsysteme der oralen als auch der aboralen Komponente ihre Fortsetzung in das Regenerat hinein, vor allem auch im Fall B, wo die aborale Komponente zum Schluß durch den heteromorphen Kopf vertreten wird.

Die Zentralnervensysteme

liegen 180° voneinander entfernt und vereinigen sich niemals. Für Tier C kann man jedenfalls annehmen, daß eine Trennung der Bauchmarkstränge auch schon in der Knospungszone (Punkt *x*) vorhanden ist.

Blutgefäßsysteme.

Tier C (Abb. 25) besitzt einen Blutsinus (*x'*), in welchem sich die Dorsalgefäße der oralen und aboralen Komponente vereinigen. Von diesem Sinus gehen zwei kontraktile Gefäße ab, wovon nur das schwächere (*R.Gf₂*) in der Zeichnung angegeben worden ist. Das stärkere (*R.Gf₁*) verläuft 180° entfernt davon auf der anderen Seite des Darms und ist in dieser Sicht verdeckt. Die Querschnitte durch das irreguläre Regenerat zeigen die Lagebeziehungen der Blutgefäße unter sich, sowie zu den Nervensystemen besonders deutlich (Abb. 26, α , β , γ).

Auch Tier B hat einen gemeinsamen Blutsinus für die orale und aborale Komponente, den ich in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei C ebenfalls α' nenne; doch ist er anscheinend nicht so groß

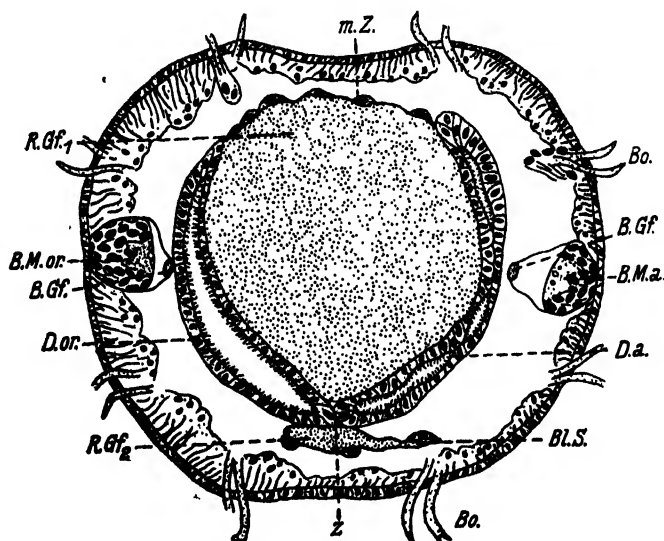


Abb. 26 α.

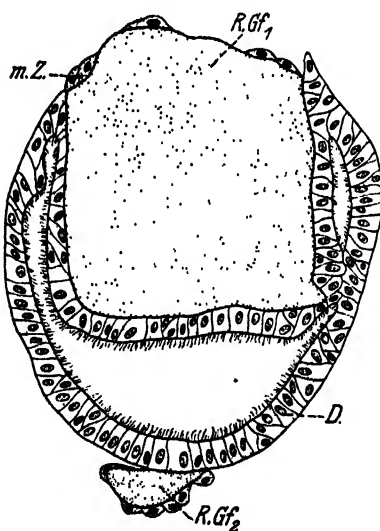


Abb. 26 β.

Erklärung der Abb. 26 α und β auf S. 281 und 282.

wie bei dem vorhergehenden Fall. Analog dem eben Geschilderten entspringen auch hier wieder zwei kontraktile Blutgefäße, die um 180° entfernt voneinander zu beiden Seiten des Darmes verlaufen. Es war aller-

dings auf den Längsschnitten nicht recht zu erkennen, ob in irgendeiner Region Unterschiede betreffs ihrer Größe bestehen. Jedenfalls wurden niemals solche beträchtlichen Differenzen wie bei C wahrgenommen, welche selbst auf Längsschnitten nicht zu übersehen gewesen wären. Jedes der Blutgefäße zieht in einen der freien Schwänze, in die sich die Doppelbildung bei x aufspaltet. Wie die Blutgefäße aus den beiden Köpfen (Abb. 24) dazu gehören, ist schwer zu sagen, da ja sämtliche Blutflüssigkeit erst in dem Sinus x' zusammenfließt. Man kann lediglich aus der Schnitthöhe Schlüsse ziehen, wobei das Gefäß des heteromorphen Kopfes zum kürzeren Schwanz gehören würde, denn es er-

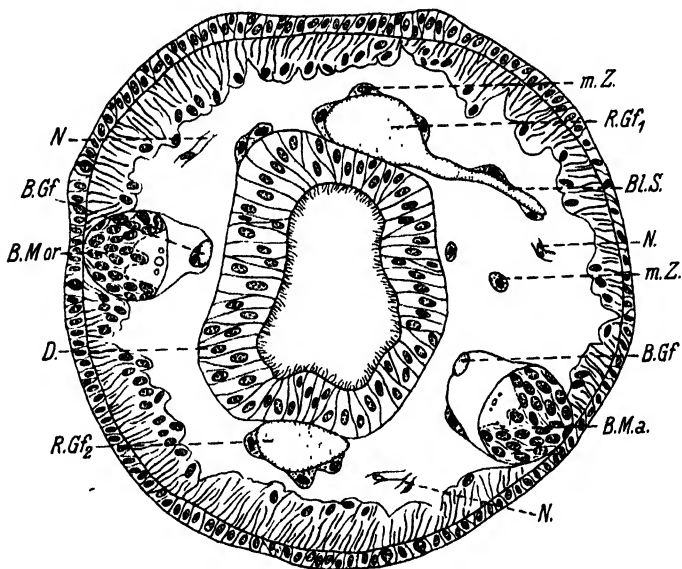
Abb. 26 γ .

Abb. 26. Querschnitte durch das innerlich doppelte Regenerat von Abb. 25. Abb. 26 α . Querschnitt in der Nähe des alten Teils. Abb. 26 β . Querschnitt aus der Mitte des Regenerats. Die Darmlumina haben sich vereint. Abb. 26 γ . Querschnitt am Ende des Regenerats. (α 130 \times vergr.; β und γ 180 \times vergr.)

scheint mit diesem auf selber Höhe. Dagegen fällt die Ebene des Dorsalgefäßes beim normalen Kopf in ihrer Hauptausdehnung mit dem Dorsalgefäß des längeren Schwanzes zusammen. Auf den entsprechenden Schnitten erscheinen selbstverständlich auch die sie jeweils verbindenden Stränge des innerlich doppelten Körperabschnittes. Die Lage der Rückengefäße zu den Nervensystemen ist dieselbe wie bei Tier C.

Darmsysteme.

Wie die Dorsalgefäße, so haben auch die Darmsysteme die Möglichkeit, sich innerhalb der irregulären Regenerate zu vereinigen. Bei

Tier C (Abb. 25) bestehen nahe der Stelle x' noch die gesonderten Anteile beider Komponenten, welche durch den großen Blutsinus vollkommen getrennt werden. Erst kurze Zeit danach gelingt es den Darmepithelien zusammenzutreten (Abb. 26 α , Punkt z). Zugleich hat sich auch der Blutsinus in die kontraktile Gefäße zu beiden Seiten des Darmes aufgespalten, aber noch erfolgt keine Vereinigung der Darmlumina. Diese findet erst in der Mitte des Regenerats statt (Abb. 26 β), von wo aus bis zum Schluß (bis Stelle x) nur noch ein einziger Darmteil existiert (Abb. 26 γ), der mithin als Verwachsung zweier Darmsysteme aufgefaßt werden muß. Eine Afteröffnung ist nicht vorhanden.

Tier B zeigt entsprechende Organisation insofern, als beide Darmlumina eine Strecke weit vereinigt sind. Ein Unterschied besteht darin, daß ihre Verwachsung nicht erst auf der Hälfte des Regenerats, sondern bereits ziemlich bald erfolgte. Es verläuft deshalb fast durch die ganze Doppelbildung ein gemeinsamer Darm, der sich dann später wieder gabelt und in jeden der abzweigenden Schwänze einen Ast hineinschickt. Beide enden mit einer normalen Afteröffnung (Abb. 24 x_a und x_b). Auf Schnitten war Darminhalt in dem gemeinsamen innerlich doppelten Teil zu bemerken.

Entsprechend der ganzen Zweifachbildung war auf den Querschnitten ferner die doppelte Anzahl von Borstenpaaren zu finden. Ihre Verteilung kennzeichnet Abb. 26 α .

Nephridialschläuche wurden ebenfalls in doppelter Auflage gesehen. Sie besaßen anscheinend normale Lagebeziehung zu den Nervensträngen und Bauchblutgefäßen und waren nur hier und da etwas mehr seitlich verschoben (Abb. 26 γ N).

Es fragt sich nun, wie diese merkwürdige Erscheinung von innerer Doppelbildung aufzufassen ist. JOEST hat den Ausdruck geprägt: »Ver-gesellschaftung von Regeneration und Verwachsung zweier Regenerationsgewebe«, den man auch für die vorliegenden Fälle in Anspruch nehmen kann, obwohl der Autor andere Variationen im Bau des Wurm-körpers bei seinen Transplantaten damit erklären wollte. Bei einer Betrachtung der Tiere A bis C muß man nun zu der Ansicht gelangen, daß es sich in den Fällen B und C jedesmal um einen normalen und einen heteromorphen Schwanz handelt, welche sich gemeinsam entwickelt haben. Die Bezeichnung »normaler Schwanz« soll hier soviel bedeuten wie normale Fortsetzung der oralen Komponente, während das Wort »heteromorph«, wie üblich, eine Umkehrung der Polarität angibt, die beim Regenerat der aboralen Komponente stattgefunden hat. Eine solche Auffassung wird durch die Tatsache gestützt, daß die Hälfte aller

Organe in den innerlich doppelten Abschnitten offensichtlich von der aboralen Komponente herrührt. Außerdem zeigt Fall A (Abb. 21), daß ein Regenerat des hinteren Endes seine Selbständigkeit durchaus wahren und zu einem Kopf werden kann. Trägt es daher Schwanzcharakter wie in den Fällen B und C, so ist das als heteromorphes Kennzeichen anzusehen. Aus welchen Gründen der umgekehrt gerichtete Schwanz entstand, war nicht zu entscheiden. Möglicherweise ist der orale Nervenstrang unter bestimmten, noch unbekannten Bedingungen fähig, einen induktiven Einfluß auf den aboralen Teil auszuüben, ehe sich dessen Kopfbereich zu entwickeln vermag.

In der Literatur ist die Möglichkeit der experimentellen Erzeugung von Doppelbildungen, wie den eben beschriebenen, bisher nicht bekannt gewesen. Dagegen hat man Embryonen gefunden, welche ähnlich gebaut waren (beispielsweise KORSCHOLT 1904 bei *Allolobophora subricunda* EISEN). Für diese hat man in den meisten Fällen sogenannte »Doppelfurchung« des Eis in ganz frühen Stadien angenommen (VEJDOVSKY, KORSCHOLT). Das bedeutet eine gewisse Übereinstimmung mit meinen Befunden, wo von vornherein auch zwei Anlagen vorhanden sind, die sich durch die nahen Lagebeziehungen gemeinsam entwickeln können. Dabei ist eine spätere Trennung durchaus möglich, wie das Verhalten von Tier B beweist.

Zu erwähnen ist ferner, daß ein ventrales Regenerat auch von Beginn an als Einzelkegel sichtbar werden kann, was bei einem vierten Tier der Fall war. Der Nebenzweig stellte jedoch nur einen kleinen Auswuchs dar, an dessen Spitze sehr bald Mißbildungserscheinungen auftraten. Auf Schnitten waren zwei Bauchmarkstränge zu erkennen, die analog den geschilderten Verhältnissen von der oralen und aboralen Komponente herstammten. Diese beiden Enden sind an der Spitze des ventralen Kegels verwachsen, wodurch die Weiterentwicklung möglicherweise unterbunden worden ist.

Daß sich gelegentlich nur die Fortsetzung einer einzelnen Komponente ausbilden kann, scheinen die eingangs besprochenen Naturfunde zu beweisen.

Nachdem die Schilderung aller irregulärer Regenerate beendet ist, soll die Begründung erfolgen, weshalb zu ihrer Entstehung das Vorhandensein freier Bauchmarkenden angenommen werden mußte. Abb. 7 zeigt, daß der Nervenstrang nach der ersten Operation durch die Winkelstellung des ganzen Körpers aus seiner ursprünglichen Lage gebracht wird und eine mehr oder weniger große Knickfalte erhält. Schnitt 2 erfolgt dann meistens an einer Stelle, wo die Bauchmarkenden derart

stark abgelenkt sind, daß sie beim Schließen der Wunde nicht sofort aufeinandergepreßt werden. Ein Zusammentreffen wird daher erst nach einiger Zeit möglich sein. Häufig führen die Komponenten dabei Drehungen in der Längsrichtung aus, was die Verwachsung des alten Zentralnervensystems noch mehr erschweren kann. Bei den Torsionen um 180° scheint eine Vereinigung überhaupt nicht mehr zu erfolgen (s. S. 273), sie gelingt indessen noch bei ungefähr 90° . Ähnlich wie bei den Transplantationen dieser Art, kommt auch bei *Lumbriculus* dann die sogenannte »Bajonettform« zustande, deren typische Gestalt hier aber durch weitgehende Regulationen bald verloren geht. Die mehr oder weniger kurze Zeit, bevor die Verwachsung des Bauchmarks stattfinden konnte, scheint nun zu genügen, um den Anstoß zur Bildung neuer Körperteile zu geben.

Während mit meiner Versuchsanordnung also möglichst verhütet wird, daß die Enden des verletzten Nervensystems direkt aufeinander zu wachsen können, damit sie sich nicht so schnell vereinigen und wenigstens anfänglich eine Art von Bauchmarklücke entsteht, ist dies bei einem einfachen Verfahren, wie es v. HAFNER angibt, nicht der Fall. Nur zweimal sind auch bei meinen Experimenten auf eine einzige Operation hin überzählige Regenerate aufgetreten, beide zu einer Zeit, als die günstigste Art der Schnittführung gesucht wurde. Das Bauchmark war dabei jedesmal durchtrennt worden. Bei dem einen Tier hatten die Komponenten eine deutlich sichtbare Drehung von 180° ausgeführt, bei dem anderen war zwar äußerlich keine Ablenkung mehr zu erkennen, doch hatten wohl auch hier zufällige Verlagerungen eine rasche Vereinigung des Bauchmarks verhindert, weshalb sich der zweite Kopf entwickeln konnte. Ähnlich wie bei diesem Versuchstier könnten sich auch die Vorgänge abgespielt haben, die zur Bildung überzähliger Regenerate bei freilebenden Würmern führten.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch einmal auf diejenigen Experimente eingehen, durch welche dorsal auswachsende Regenerate hervorgerufen werden sollten (S. 254). Schnitt I, welcher dort auf der Ventralseite geführt wurde, entfernte ein Stück des Zentralnervensystems. Durch den typischen Wundverschluß werden die Schnittflächen des Bauchmarks beinahe vollständig aufeinandergepreßt, da sie sich gerade in der inneren Knickstelle des entstehenden Winkels treffen müssen. Sind die Wundflächen zweier Nervenstränge sich derartig zugekehrt, so erfolgt stets sehr rasche Verwachsung ohne Ansatz zu einer Regenerationsknospe (ähnliche Angaben machen JOEST und RABES für Transplantate). Durch den nun folgenden Schnitt 2 verletzt

man zwar Darm und Rückenblutgefäß, aber niemals mehr das Nervensystem. Hierauf kann man wohl das negative Ergebnis all dieser Experimente zurückführen. Die Bauchmarkteile haben sich schon so weit vereinigt, daß der Anschluß an den fehlenden Kopf bzw. Schwanz genügend hergestellt ist. Es wird daher nicht nach Ergänzung fortgefallener Organe gesucht, sondern lediglich eine Reparatur der verletzten Darm- und Gefäßteile tritt ein. Diese Versuchsanordnung scheint mir ein sehr deutlicher Beweis dafür zu sein, daß ohne die Anwesenheit freier Bauchmarkenden keine Regeneration möglich ist.

2. Determinationsexperimente an Regeneraten von Tieren mit lateralen Einzelanlagen.

Es lag nahe, an den Würmern mit überzähligen Regeneraten Untersuchungen darüber anzustellen, ob wieder entfernte Zweige einer Gabelung von neuem gebildet werden können, und falls sich dies als möglich herausstellte, wie solche Teile gestaltet seien. Zu den Versuchen wurden vorzugsweise Tiere mit lateralen Einzelkegeln (vgl. S. 262) verwendet, weil diese unter meinem Material am häufigsten dafür zur Verfügung standen, während alle anderen Arten von Nebenregeneraten fast jedesmal konserviert und zu Schnittserienuntersuchungen herangezogen werden mußten. Dienten sie trotzdem einmal als Objekte für die eben erwähnten Experimente, so wird dies ausdrücklich betont werden.

Bei Tieren mit Einzelregeneraten in der Frontalebene kann es sich sowohl um Würmer mit einem zweiten Kopf als auch um solche mit einem zweiten Schwanz handeln. Da die Möglichkeit bestand, daß beide ein verschiedenes Verhalten zeigten, so wurde in den Versuchsanordnungen von vornherein darauf Rücksicht genommen. Die Skizzen 27 a und 27 b stellen beide Fälle noch einmal schematisch dar. Man erkennt, daß von einer Gabelstelle jeweils drei Äste abgehen: die orale Komponente, das irreguläre Regenerat und die aborale Komponente. Besonders interessant war die Frage, ob die irregulären Regenerate wieder auswachsen würden, wenn man sie durch einen Schnitt entfernte. Es ergab sich, daß sie in der Mehrzahl der Fälle regeneriert wurden, einige Male jedoch nicht wieder in Erscheinung traten, und zwar kam dies sowohl bei irregulären Vorderenden als auch bei Schwänzen vor.

Der Grund dafür lag allem Anschein nach in einer Verschiedenheit der Schnittführung. War die Gabelungsstelle des Bauchmarks (*Gbm.*, Abb. 27) verletzt, oder lief der Schnitt auch nur zu nahe an ihr vorbei, so fand niemals eine Neubildung des entfernten Teiles statt; dagegen trat die Regeneration ein, wenn noch ein kleiner Stumpf des Bauch-

marks stehen blieb. Es ist indessen sehr schwer, die Grenze anzugeben, von der ab ein solches Stückchen des Zentralnervensystems nicht mehr in den übrigen Körper mit einbezogen wird.

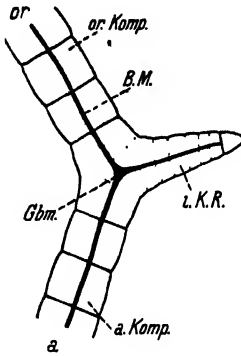


Abb. 27 a.

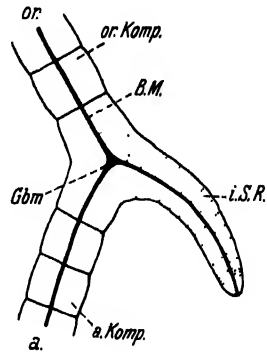


Abb. 27 b.

Abb. 27. Schematische Darstellung von Tieren mit seitlichen Einzelregeneraten.

Bei den genannten Versuchen wurde stets in der Weise vorgegangen, wie es Abb. 28 erläutert. Ich entfernte das seitliche Regenerat wie hier jedesmal durch den angegebenen Schnitt so weit, daß die ursprünglichen

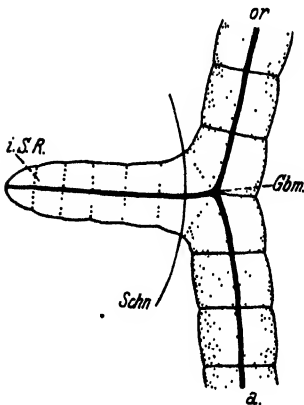


Abb. 28. Schnittführung, nach welcher das irreguläre Regenerat von neuem ausgebildet wird, denn die Gabelstelle des Bauchmarks bleibt in ausreichendem Maß erhalten.

Konturen des Tieres wieder hergestellt wurden. Dann blieb für gewöhnlich noch ein kleines Stück des irregulären Zentralnervensystems erhalten, dessen Länge im vorliegenden Fall etwa der halben Breite des alten Teils entspricht, weil die Verzweigungsstelle *Gbm.* annähernd auf der Mittellinie des ehemaligen Wurmkörpers liegt. Nach meinen Erfahrungen genügt diese Länge durchaus für eine Regeneration. Der Gabelpunkt des Bauchmarks fällt jedoch nicht bei allen Tieren gerade mit der Mittellinie der ursprünglichen Abschnitte zusammen, sondern er kann beträchtlich nach der Seite des irregulären Regenerats verschoben

sein. Dadurch erklärt es sich, warum die ersten Versuche teilweise ein negatives Resultat lieferten. Der Schnitt war hier sehr nahe an der Stelle *Gbm.* vorbeigeführt worden, so daß er sie in einigen Fällen sogar schon gestreift, wenn nicht ganz entfernt haben muß. Bei den späteren

Operationen wurde darauf geachtet und die Schnittebene eventuell in entsprechender Weise verlegt.

Im allgemeinen kann man noch mit Sicherheit auf das Eintreten der Regeneration rechnen, wenn der Stumpf des irregulären Bauchmarkstranges eine Durchschnittslänge von 150—250 μ behält, doch hat diese Zahlenangabe insofern nur relativen Wert, als die in Frage kommenden Abschnitte nach der Operation häufig stark verkürzt erscheinen. Leider war es mir nicht möglich, genauer festzustellen, inwieweit die genannte Grenze ohne Schaden für ein erneutes Auswachsen noch unterschritten werden kann.

Weitere Versuche ergaben, daß für die anderen Teile einer Doppelbildung dasselbe gilt, was eben für die Nebenregenerate ausgeführt worden ist. Entfernte man beispielsweise statt des irregulären Zweiges die orale oder aborale Komponente bis auf ein kurzes Stück des Bauchmarks (etwa 200 μ), so trat auch bei diesen Teilen Regeneration ein.

Analog den oben geschilderten Verhältnissen war außerdem zu vermuten, daß die Neubildung eines jeden Astes unterbleiben würde, wenn man die Gabelstelle des Zentralnervensystems in entsprechender Weise ausschaltete. Tatsächlich gelangen solche Experimente ohne weiteres, und damit war die Möglichkeit gegeben, jeden Abschnitt einer Verzweigung mit jedem beliebigen anderen zusammenzusetzen, während der dritte eliminiert wurde.

Bleiben hierbei ein Vorder- und ein Schwanzende, also ungleichartige Stücke, miteinander in Verbindung, so entstehen normale Würmer, dagegen mußte das Zusammentreffen von gleichen Abschnitten Heteromorphosen ergeben.

Eine der Vereinigungsarten ungleichnamiger Pole ist eben schon beschrieben worden. Dort verwuchs die orale Komponente mit der aboralen, während das Nebenregenerat nicht wieder in Erscheinung trat. Ebenso leicht aber läßt sich auch die Verwachsung des irregulären Zweiges mit einem der alten Teile erzielen.

Die aborale Komponente eines Tieres mit seitlichem Schwanz wurde zugleich mit der Gabelstelle *Gbm.* entfernt, wobei diese mit Absicht vollkommen unverletzt blieb (Abb. 29; vgl. auch S. 294). Das ursprüngliche Vorderende und der irreguläre Schwanz, die noch einigermaßen zusammenhingen, konnten sich sehr rasch vereinigen; die Bauchmarkenden trafen sofort aufeinander und verwuchsen, ohne den fehlenden Ast zu ersetzen. Es entstand also auch hier ein gewöhnlicher Wurm.

Eine andere Modifikation ist insofern interessant, als die orale Komponente nur aus einem Kopfgenerat ohne weitere Segmente da-

hinter bestand. Dieser Abschnitt konnte ebenfalls mit einem irregulären Schwanz verbunden werden. Das erwähnte Kopfgenerat hatte sich an Stelle einer längeren oralen Komponente gebildet, die unter Erhal-

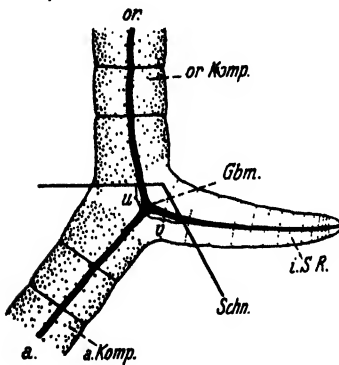


Abb. 29.

Abb. 29. Schnittführung, nach welcher die orale Komponente und das irreguläre Schwanzregenerat zu einem normalen Wurm verwachsen, ohne die aborale Komponente zu ergänzen, denn die Gabelstelle des Bauchmarks wird eliminiert. Diese bleibt in der aboralen Komponente erhalten.

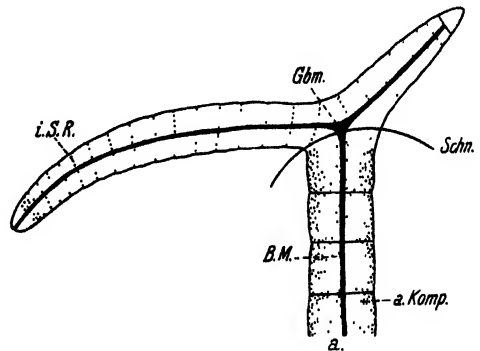


Abb. 30.

Abb. 30. Die Gabelstelle des Bauchmarks wird verletzt. Es erfolgt keine Neubildung der aboralen Komponente.

tung der Nervengabelstelle entfernt worden war (vgl. S. 290). Trennte man jetzt die aborale Komponente bei einem solchen Individuum ab

und verhinderte ihr Wiederauswachsen durch Verletzung der Gabelstelle (Schnitt in Abb. 30), so fügte sich das reguläre Kopfgenerat mit dem seitlichen Hinterende (15 Segmente) zu einem normalen lebensfähigen Tier zusammen. Nahrungsaufnahme wie Kotabgabe sind einige Male beobachtet worden. Das Wachstum des Schwanzregenerats schritt noch einige Zeit fort, doch vergrößerten sich dadurch hauptsächlich die einmal angelegten Segmente, während nur etwa 5—10 neue hinzukamen. Nach 4 Wochen wurde der Wurm fixiert.

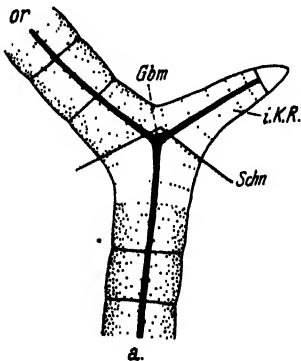


Abb. 31. Schnittführung, durch welche die aborale Komponente eliminiert wird. Die orale Komponente verwächst mit dem irregulären Kopfgenerat zu einer Kopfheteromorphose (s. Abb. 32).

geführt worden, daß ein ehemaliges Vorderende, welches aus dem regulären Kopfgenerat und 7,5 alten Segmenten bestand, mit einem irregulären Kopf in Verbindung bleibt. Allerdings besaß dieser nach der Operation

Die Herstellung einer Heteromorphose gelang durch einen Eingriff, der durch Abb. 31 erläutert wird. Der Schnitt ist so

statt der normalen Anzahl von 8 nur noch 5 Segmente, weil die drei letzten unterhalb der Vereinigungsstelle *Gbm.* lagen und daher mit der aboralen Komponente zugleich herausgeschnitten werden mußten. Der Verwachsungsvorgang der beiden Teile erfolgte in ähnlicher Weise wie in den vorhergehenden Fällen, und das Endresultat war eine Kopfheteromorphose, bei der das ursprünglich von der aboralen Komponente hervorgebrachte irreguläre Vorderende zum antipolaren Kopf an dem oralen Abschnitt geworden ist. Dem Tier wurde keine Nahrung verabreicht, um eine Darmruptur zu verhüten, wie sie bei den JOESTSchen Transplantationsversuchen fast durchweg eintrat. Bei Bewegungen war das reguläre Vorderende stets führend, während die viel kürzere entgegengesetzte Kopfbildung immer mit fortgezogen wurde. Die Kontraktions-

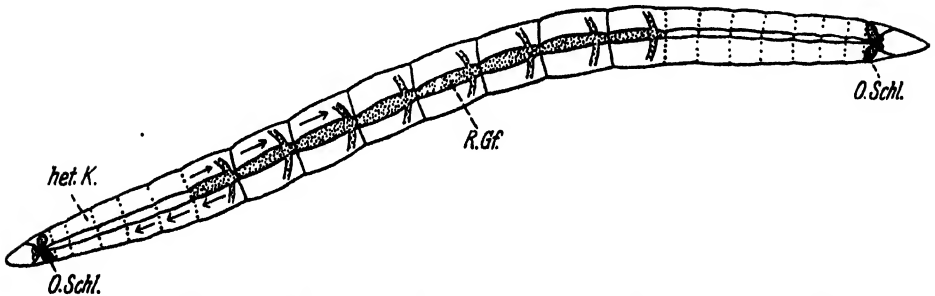


Abb. 32. Kopfheteromorphose, experimentell durch die Schnittführung von Abb. 31 hergestellt. Die Pfeile geben die Strömungsrichtungen des Blutes im Dorsalgefäß an.

wellen des Rückenblutgefäßes verliefen in der Richtung der in Abb. 32 angegebenen Pfeile. Nach 7 Tagen wurde die Heteromorphose aus äußeren Gründen in vollständig frischem Zustand konserviert. Schnitte ergaben, daß alle Organe normal miteinander in Verbindung standen.

Mit diesen Ausführungen ist gezeigt worden, daß es bei ausreichender Erhaltung der Nervengabelung stets zur erneuten Regeneration kommt. Es war nun die Aufgabe meiner letzten Untersuchungen, zu prüfen, ob diese Neubildungen wieder dieselbe Gestalt besitzen oder ob Änderungen eintreten.

Tatsächlich ließ sich in einigen Fällen Umkehrung der Polarität feststellen.

Unter allen Experimenten, bei denen lediglich ein Ast von der Gabelungsstelle abgetrennt war, entstand nur einmal eine heteromorphe Bildung, obwohl die Versuchsanordnungen sehr variiert wurden. Die irregulären Regenerate behielten stets Kopf- und Schwanzcharakter, je nachdem, ob ein Vorder- oder Hinterende entfernt worden war. Das-

selbe Ergebnis lieferten Versuche mit der oralen Komponente, an deren Stelle sich neue Vorderenden in Gestalt eines normalen Kopfregenerats ausbildeten (vgl. Abb. 30).

Dagegen ergaben die Experimente mit dem aboralen Teilstück unter drei Versuchen ein abweichendes Resultat. Ein doppelschwänziges Tier und eins mit seitlichem Vorderende regenerierten, wie es zu erwarten stand, anstatt der aboralen Komponente wieder einen Schwanz, während ein zweites Individuum mit überzähligem Kopf noch einen Kopf, also eine heteromorphe Neubildung hervorbrachte.

Dieser Wurm unterschied sich jedoch in mehreren Punkten von den beiden ersten Tieren. Einmal war der Seitenzweig ursprünglich nicht als ein echter Einzelkegel, sondern aus einer Doppelanlage entstanden,

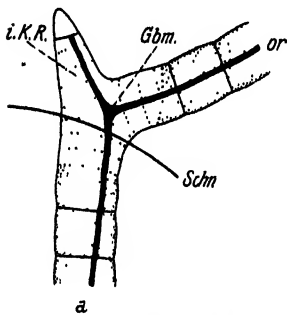


Abb. 33. Schnittführung, nach welcher statt der aboralen Komponente ein heteromorpher Kopf ausgebildet wurde.

und zwar handelt es sich hier um den einzigen Fall, in welchem ein Kopf auf Kosten des Schwanzes entwickelt wurde (s. S. 259). Zweitens lag die Verwachsungsstelle des Bauchmarks mitten im irregulären Teil und nicht, wie sonst, an der Ansatzstelle des Nebenregenerats, eine Modifikation, die schon bei der Herstellung der künstlichen Heteromorphose auf S. 288 erwähnt wurde. Dort war die Lage des Punktes *Gbm.* von untergeordneter Bedeutung, während sie hier der Anlaß wird, daß die Regeneration von einer ganz ungewöhnlichen Stelle aus ihren Anfang

nimmt. Der Schnitt ist wie immer kurz hinter der Verzweigung *Gbm.* ausgeführt worden (Abb. 33), und der neue Teil muß deshalb am aboralen Pol eines fünfsegmentigen Kopfabchnittes auswachsen. Ein solches Vorderende geht, wenn es isoliert ist, schon nach kurzer Zeit zugrunde (s. S. 237). Um so erstaunlicher war die Entstehung eines Regenerates, dessen Auftreten man daher im Anfang auf eine Induktionswirkung der oralen Komponente zurückführte, wie ja auch bei Transplantationen ein Einfluß der größeren Unterlage auf kleine Pfropfstücke festgestellt werden konnte (RUTTLOFF 1908 bei Lumbriciden). Doch fanden gewisse Schwierigkeiten hierbei keine genügende Erklärung, weshalb später auch dem irregulären Kopffragment ein großer Anteil an den Regenerationsvorgängen zugeschrieben wurde.

Eine Beeinflussung der Regenerationsknospe durch den oralen Abschnitt hätte starke Neigung zur Kopfbildung bei diesem zur Voraussetzung haben müssen, aber es konnte nirgends ein genügender Anhalts-

punkt dafür gefunden werden. Hingegen zeigte sich die orale Komponente sehr wohl dazu imstande, ein normales Schwanzregenerat hervorzubringen, als die Doppelbildung nach drei Wochen zu Konservierungszwecken abgetrennt worden war. Infolgedessen mußte man annehmen, daß der entscheidende Einfluß auf die Determination des jungen Gewebekegels gerade von dem irregulären Kopfabschnitt ausgegangen ist, während die Ernährung dieser Teile wohl ausschließlich der oralen Komponente zukam. Die Wirkung des irregulären Vorderendes wäre dabei etwa mit der des unipotenten Kopfgewebes anderer Tierklassen (beispielweise der Coelenteraten) zu vergleichen, welches bei Transplantationen stets wieder neue Köpfe hervorrief, ungeachtet der Stelle, an der es der Unterlage aufgepflanzt wurde.

Allerdings scheint diese Annahme durch den oben beschriebenen Versuch widerlegt zu werden, bei dem sich nach den Gesetzen der Polarität statt der aboralen Komponente wieder ein Schwanz entwickelte, obwohl dicht daneben ein Kopf vorhanden war, welcher also keinerlei Einfluß auf das Regenerationsgeschehen ausübte. Indessen konnte das irreguläre Vorderende hier nicht derart an der Regeneration beteiligt sein, weil es durch den Schnitt nicht selbst verletzt wurde, sondern vollständig erhalten blieb.

In den folgenden Experimenten ist nun versucht worden, auch einen solchen ganz seitlichen Kopf mit in diese Regenerationsvorgänge hineinzuziehen. Er wurde deshalb ebenfalls bis auf einen kurzen Stumpf des Bauchmarks entfernt, um die Regenerationstätigkeit an dieser Stelle besonders lebhaft zu entfachen (Abb. 34). Die Versuchsanordnung hatte zugleich den Vorteil, festzustellen, ob ein regenerierender Abschnitt gleichzeitig eine normale und eine antipolare Neubildung nebeneinander hervorzubringen vermag.

Da es mir nicht mehr möglich war, sehr umfangreiche Untersuchungen darüber anzustellen, konnten nur wenige Tiere zu dem Experiment verwendet werden.

Es empfiehlt sich, den Würmern bei der angegebenen Operation auch das reguläre Kopfregerat zu entfernen. Sie verhalten sich dann weit ruhiger und sind vor allen Dingen nicht imstande, Nahrung aufzunehmen. Andernfalls sammelt sich der ganze Darminhalt am aboralen Ende, also der Gabelungsgegend, an, die Stelle wird unförmig aufgetrieben, und nach einigen Tagen tritt Zerfall ein. Geringere Stauungen konnten allerdings nicht immer vermieden werden, doch übten sie anscheinend keinen nennenswerten Einfluß auf den Körperzustand der Tiere aus.

Fall I.

Aborale Komponente und irreguläres Vorderende werden zur selben Zeit entfernt, wobei vom Bauchmark des Kopfes ein etwas größeres Stück zurückbleibt (Abb. 34, Strecke y) als von dem des anderen Zweiges (Strecke x). Es entsteht an Stelle der aboralen Komponente wieder ein Schwanzteil, an Stelle des irregulären Vorderendes eine Kopfmäßbildung. Schnitte ergaben, daß diese ein Oberschlundganglion besitzt; dagegen fehlt der Kopflappen, und auch die Mundbildung hat nicht stattgefunden, obwohl der Darm bis dicht an das Ectoderm heranreicht.

Die orale Komponente, an deren Ende die beiden Kegel auswuchsen, bestand aus 8 großen Segmenten der vorderen Körperregion.

Fall II.

Auch hier sind beide Äste gleichzeitig abgeschnitten worden, und es ergab sich, daß Strecke y nach dem Eingriff etwa um die Hälfte bis

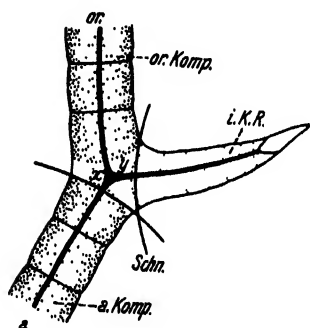


Abb. 34.

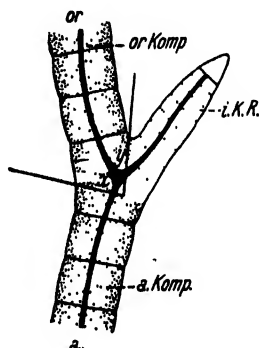
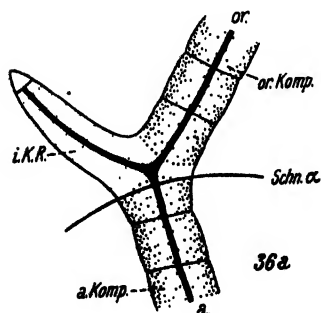
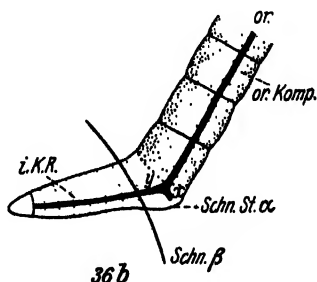


Abb. 35.



36a



36b

Abb. 34—36. Zwei Äste einer Verzweigung werden entfernt.

ein Drittel kleiner war als x . Nebenbei schien jeder Schnitt außergewöhnlich nahe an der Nervengabelstelle vorbeigegangen zu sein (Abb. 35).

Das Resultat war ein einziger Regenerationskegel, der in der Nähe des Punktes *Gbm.* anfangs einen kleinen Gewebehöcker aufwies, als sollte dort noch eine zweite Knospe angelegt werden. Diese Verschiebung wurde aber sehr bald reguliert. Schon nach 2 Tagen zeigte die Bildung eines Afters, daß der Kegel Schwanzcharakter trug, was beim Heranwachsen durch den Habitus der einzelnen Segmente vollkommen bestätigt wurde. Das etwas schräg getroffene Bauchmark läßt die alte Gabelstelle auf den Schnittpräparaten nicht mehr erkennen.

Fall III.

Die Entfernung der aboralen Komponente erfolgte 24 Stunden früher als die des seitlichen Kopfes (Abb. 36 a, Schnitt α). Mit ihr zugleich wurde der reguläre Kopf abgetrennt, und sofort erwies sich das irreguläre Vorderende als führend, obgleich die orale Komponente (7,5 Segmente aus der mittleren Körperregion) recht starke Gegenbewegungen machte. Dieses Verhalten scheint häufiger, wenn nicht allgemein, vorzukommen, solange der rechtmäßige Kopf fehlt. Die Abtrennung des Nebenregenerats am nächsten Tag (Abb. 36 b, Schnitt β) hatte dann wie gewöhnlich ein längeres Stillliegen des Wurmes zur Folge. Der Bauchmarkstrang *y* war nach der letzten Operation etwa zweimal so lang als *x*. Beide Stümpfe wurden regeneriert und konnten nach einiger Zeit einwandfrei als Köpfe identifiziert werden. Die Richtung der Blutströmung in den verschiedenen Teilen ist durch die Pfeile von Abb. 37 angegeben.

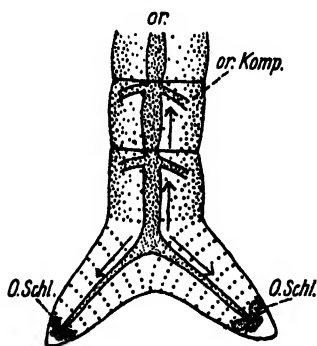


Abb. 37. Ergebnis der Versuchsanordnung von Abb. 36. Es entwickeln sich zwei heteromorphe Köpfe am aboralen Pol der oralen Komponente.

Wir haben daher noch einmal den merkwürdigen Fall vor uns, daß sich an einem aboralen Pol zwei Köpfe befinden, welche diesmal sogar beide als heteromorphe Bildungen anzusprechen sind, weil sie gemeinsam von der oralen Komponente her auswachsen. Auch hier kann man wohl mit Recht annehmen, daß der Anstoß zur Kopfbildung von dem irregulären Kopfbildungszentrum ausging, selbst wenn dieses anfänglich nur als Rudiment vorhanden war.

Fall IV.

Das vierte Experiment ist gewissermaßen ein Gegenstück zu den vorhergehenden. Während das gleichzeitige Auswachsen eines Kopf- und eines Schwanzendes bisher nur an dem aboralen Pol stattgefunden

hatte, sollte jetzt beobachtet werden, wie derselbe Vorgang an einem oralen Pol verläuft. Die Schnittführung zeigte bereits Abb. 29. Dort liegt die Gabelstelle des Bauchmarks nach der Operation im Anfangsteil der aboralen Komponente, welche sich aus 17 Segmenten der mittleren Körperregion zusammensetzte. Wie die Zeichnung angibt, ist Strecke *u* kürzer als die zum irregulären Teil führende Strecke *v*. Die Regenerate hätten zu einem Kopf, dem Ersatz für die orale Komponente, und einem Schwanz, dem Ersatz für das seitliche Hinterende werden müssen. Das Ergebnis zeigte jedoch, daß die Tendenz zur Kopfbildung überwog. Es entwickelte sich ein Gewebekegel, der äußerlich

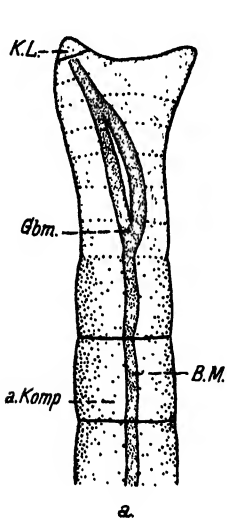


Abb. 38.

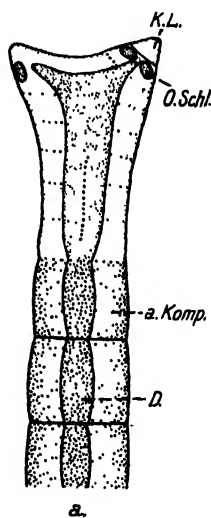


Abb. 39.

Abb. 38 und 39. Regenerat der aboralen Komponente von Abb. 29. Die Gabelstelle des Bauchmarks war nach der Schnittführung darin vollständig erhalten geblieben. Abb. 38. Ventralansicht. Abb. 39. Dorsalansicht.

eine leichte Zweiteilung aufwies. Eine Seite davon ist zu einem deutlichen Kopf geworden, während die andere erst auf mikroskopischem Wege genauer untersucht werden mußte.

Frontalschnitte durch den ganzen Komplex ließen den sehr eigenartigen inneren Bau der Neubildung erkennen. Der ehemalige Gabelpunkt *Gbm.* ist erhalten geblieben. Von dort aus wuchsen die Bauchmarkenden beide weiter, aber nicht, wie zu erwarten stand, nach verschiedenen Richtungen, sondern sie laufen eine Zeitlang nahezu parallel nebeneinander her, um sich später zu vereinigen und in einem anscheinend normalen Nervenstrang zu enden (Abb. 38). Ebenso zeigt das Gehirn auf der gleichen Seite keine ins Auge fallenden Besonderheiten.

Dieser Kopf muß seiner ganzen Lage nach als Ersatz der oralen Komponente angesprochen werden.

In den anderen Zipfel der Neubildung führt keinerlei Abzweigung des Bauchmarks hinein, soweit auf den Schnitten zu erkennen war. Allerdings ist auch keine spezielle Nervenfärbung angewandt worden, die eventuell vorhandene Ausläufer sichtbar gemacht hätte. Dagegen findet sich auf der Dorsalseite ein Ganglienknoten, dessen Lage stark an die eines Oberschlundganglions erinnert (Abb. 39). Doch ist nicht zu entscheiden, ob eine Gehirnmißbildung vorliegt, oder ob es sich um ein bei der Operation zufällig losgelöstes Bauchmarkstück handelt, welches abgerundet und durch die Wachstumsprozesse verschoben wurde.

Der Darm verhält sich ähnlich wie das Zentralnervensystem. Auf den Längsschnitten ist allerdings nicht zu erkennen, wann sich die beiden Darmlumina vereinigen. Anscheinend treten sie bereits in der Nähe der alten Gabelstelle zu einem gemeinsamen System zusammen, dessen Hauptteil zu dem normal entwickelten Kopfabschnitt hinzieht, wo die Mundbildung stattfand. Nach der atypischen Seite wendet sich nur eine ganz geringe Ausbuchtung, die nach kurzer Zeit blind endigt (Abb. 39).

Die letztgenannten Versuche haben hiernach ein sehr verschiedenes Resultat geliefert. In Fall I konnten sich Kopf und Schwanz wenigstens annähernd nebeneinander entwickeln, bei II überwiegt die Schwanztendenz, bei III und IV die Kopftendenz. Bei dem irregulären Kopfregenerat von Tier II scheint nun die Grenze schon unterschritten zu sein, von der ab ein Gabelungsast überhaupt erst auszuwachsen vermag, und somit würde seine Reduktion keine Besonderheit bieten. Bei den anderen Versuchsobjekten, deren Zweigrudimente groß genug waren, entwickelte sich das einmal vorhandene Kopfbereich dann unter allen Umständen, selbst wenn es sich am aboralen Pol befand. Ja es war teilweise sogar fähig, die Polarität des benachbarten Gewebekegels zu ändern, ohne daß sich nach den wenigen Experimenten schon sagen ließe, wodurch eine solche Überlegenheit gewonnen wurde.

Da bei der ersten Anlage irregulärer Regenerate andererseits die Ausbildung des Kopfes häufig zugunsten des Schwanzes unterdrückt werden kann, wäre es sehr wünschenswert, diesem Problem mit noch weiteren Untersuchungen nachzugehen.

IV. Anhang. Über Veränderung des Chloragogen Gewebes.

Über die Funktion des Chloragogen Gewebes sind bereits sehr viele Untersuchungen angestellt worden, ohne daß man dieses Problem bis jetzt als vollständig gelöst betrachten kann. Im allgemeinen stehen sich zwei Auffassungen

gegenüber. Ältere Autoren schreiben den Chloragogenzellen rein exkretorische Eigenschaften zu (DE BOCK, CUÉNOT), während man in neuerer Zeit mehr zu der Ansicht neigt, daß sie bei der Versorgung der einzelnen Organe mit Fettstoffen eine Rolle spielen (G. SCHNEIDER, LIEBMANN). Eine ausführlichere Besprechung der verschiedenen Arbeiten findet sich bei LIEBMANN (1927).

Lumbriculus hat nur einige Male als Objekt für derartige Untersuchungen gedient, und meines Wissens sind lediglich größere Wurmstücke dazu verwendet worden. Bei der Regeneration kleiner Teilstücke von *Lumbriculus* mußte es nun auffallen, daß das Chloragogen Gewebe in weit höherem Maße in Anspruch genommen wurde, als es sonst üblich ist. Da es aber nicht im Rahmen meiner Arbeit lag, näher auf dieses Problem einzugehen, so können die folgenden Ausführungen nur eine Anregung sein, weitere Versuche mit diesen, wie es scheint recht günstigen Objekten anzustellen.

Während man für gewöhnlich kaum die Möglichkeit hat, den Verbrauch des Chloragogens willkürlich zu beschleunigen, tritt dies bei den wenigsegmentigen Abschnitten kurz nach der Isolierung von selber ein. Konserviert man daher kleine Teilstücke, welche am selben Tag hergestellt wurden, innerhalb verschiedener Zeiträume, so läßt sich der ganze Vorgang in einzelne Phasen zerlegen und auf Schnittserien untersuchen, ohne daß man, wie bisher, auf die Kombination zufällig gefundener Stadien angewiesen ist. Teilstücke der vorderen Körperpartien erweisen sich in dieser Hinsicht als besonders geeignet, da die Chloragogenzellen dort am besten entwickelt sind.

Bei frischem Material sind die Chloragogenkörner ziemlich klein und von heller gelblichgrüner Farbe, DE BOCK bezeichnet sie als Konglomerate einer halbflüssigen Masse. »Ces soidisant grains me paraissent plutôt être des gouttes d'une substance demiliquide à l'état vivant, car parfois ils semblent confluer.«

Ein ganz anderes Bild zeigt sich nach etwa 5—8 Tagen. Anscheinend haben sich einzelne Tröpfchen zu größeren vereinigt, wie es bereits DE BOCK beobachtete. Die Körner sind jetzt in geringerer Anzahl vorhanden und besitzen dafür teilweise den doppelten bis dreifachen Umfang. Sie haben sich vornehmlich an den Außenrändern der Chloragogenzellen angesammelt. Eigenartigerweise läßt sich jetzt eine Anzahl von ihnen färben, was früher nicht der Fall war; bei Azanfärbung tritt ein leuchtendes Orangerot, bei Behandlung mit HEIDENHAIN-Eosin Schwärzung auf. Spezielle Methoden, um den etwaigen Fettcharakter der Tropfen zu untersuchen, sind nicht angewandt worden.

Derartige stark tingierbare Stadien verschwinden jedoch mit der Zeit, und nach ungefähr 4 Wochen ist die Zelle wieder mit gelbgrünen Elementen angefüllt, welche im Gegensatz zu den früheren einen trüben, stumpfen Farbton besitzen. Dabei fällt es auf, daß die einzelne Zelle sehr viel mehr Granula enthält als im Anfang. STOLTZ (1927) beschreibt etwas Ähnliches bei sehr alten Naiden. Er nimmt an, daß der natürliche Prozeß des Alterns diese Erscheinung hervorruft. Die Chloragogenzellen werden mit Exkretstoffen überladen, die Wanderzellen funktionieren nicht mehr, »und unter der Last der Exkretstoffe bricht das assimilatorische Gewebe zusammen«. Bei isolierten Teilstücken von *Lumbriculus* wären diese letzten Stadien als Degenerationszustände zu deuten; die meisten Individuen gehen von nun an bald zugrunde. Es ist denkbar, daß das Lymphsystem eventuell aus Mangel an Ersatzzellen auch hier zuletzt ver-

sagt, da es während der ganzen Zeit außerordentlich stark in Anspruch genommen wird.

Etwa vom 15. Tag an findet man überall in der Leibeshöhle Amöbocyten, die sich vollkommen mit den gelbgrünen Körnern aus den Chloragogenzellen beladen haben, doch ist nicht genauer verfolgt worden, wie sich der Vorgang im einzelnen abspielt. Die großen dunklen Kugeln sind in dem hellen Regenerationsgewebe schon mit bloßem Auge erkennbar. Diese Amöbocyten sammeln sich nun größtenteils am Schwanzende des Tieres in der Nähe der Knospungszone an; seltener erscheinen sie im Kopfregerat. Der Durchtritt beladener Lymphzellen von einem Segment in das nächste erfolgt durch die Öffnungen in den Dissepimenten, welche besonders in der Nähe des Bauchmarks anzutreffen sind (vgl. IWANOW, 1903, S. 341). Im ganzen hat man dabei den Eindruck eines mehr passiven als aktiven Verhaltens der Amöbocyten. Sie folgen in den einzelnen Segmenten so lange den verschiedenen, durch die Bewegungen des Wurmes bedingten Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit, bis sie durch eine Dissepimentlücke in den danebenliegenden Körperring gelangen. Die Lymphzellen, welche sich in der Knospungszone angehäuft haben, sind nach einiger Zeit äußerlich nicht mehr sichtbar, ohne daß hier angegeben werden kann, was daraus geworden ist. v. WAGNER fand Reste solcher Elemente überall in den Geweben und hält sie für Chloragogenzellen, die bei der Operation losgelöst und versprengt wurden, obwohl er sie auch noch lange Zeit nach dem Eingriff gesehen hat. Dagegen erwähnt er niemals die Möglichkeit, daß sie späteren Ursprungs sein könnten.

Der Cyclus, daß sich beladene Amöbocyten am Schwanzende ansammeln und wieder daraus verschwinden, kann sich eventuell noch einmal wiederholen, dann ist der alte Teil auffallend hell geworden, das Tier erscheint gedunsen und zerfällt nach kurzer Zeit.

Außer dieser Wanderung nach der Knospungszone kommt es nun sehr häufig vor, daß große bräunliche Zellkomplexe, welche in Form und Farbe genau mit den vorher genannten übereinstimmen, im Darmepithel und Darmlumen des alten Teils sowie der Regenerate aufgefunden werden. Augenscheinlich handelt es sich um eine Ausstoßung verbrauchter Substanzen in den Darm, ein Verhalten, was bereits von DE BOCK beobachtet wurde, welcher diese Stadien allerdings nur zwei- bis dreimal zu Gesicht bekam, während sie hier keine Seltenheit bilden. Er sieht darin einen wesentlichen Beweis für die exkretorische Funktion der Chloragogenzellen.

Teilstücke des Wurms, die sich nur wenig bewegen, wie Individuen mit starken Kopfmißbildungen oder Schwanzheteromorphosen, zeigen einen bedeutend geringeren Verbrauch des Chloragogens als alle übrigen Tiere. Der alte Teil behält eine ziemlich dunkle Färbung bei, man findet nur wenige abgeschnürte Chloragogenballen in der Leibeshöhle, und der ganze Zustand solcher Würmer macht auch nach mehreren Wochen einen recht günstigen Eindruck. Wahrscheinlich beruht dies darauf, daß hier sämtliche Stoffwechselvorgänge bis auf ein Mindestmaß reduziert sind.

Die Ursache zu der außerordentlich hohen Inanspruchnahme des Chloragogens bei isolierten Teilstücken scheint in den ungünstigen Lebensbedingungen zu liegen, welchen die Tiere in den kleinen Versuchsaquarien ausgesetzt sind. Durch die geringe Größe der Fragmente ist ihre Widerstandsfähigkeit sehr ver-

mindert, und deshalb erhöht sich bei ihnen die Wirkung der abnormen Verhältnisse. Es wäre dabei etwa an Sauerstoffmangel oder ungeeignete Nahrung zu denken. Lebten längere Würmer einige Monate in Wassergläsern, die zur Hälfte mit Schlamm gefüllt waren, so ließen sich auch hier all diese Erscheinungen beobachten. Die Zeiträume waren indessen weit größer; beispielsweise trat eine Anhäufung der bräunlichen Elemente oberhalb der Knospungszone erst nach 2—3 Monaten ein. Dagegen wiesen Tiere aus der Freiheit oder solche, die in großen Aquarien untergebracht wurden, niemals derartig starke Veränderungen auf.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der kleinste noch lebens- und regenerationsfähige Körperabschnitt ist ein Teilstück von 1,2 Segmenten. Bruchstücke von einem einzigen Segment konnten dagegen niemals am Leben erhalten werden.

2. Die Kopfregerate von isolierten Teilstücken bestehen aus einer wechselnden Anzahl von Segmenten. Kürzere Kopfregerate werden besonders häufig von zwei- bis viersegmentigen Teilstücken ausgebildet; Abschnitte aus dem sehr wenig regenerationsfähigen Hinterende zeigen die Neigung dazu noch in verstärktem Maße, selbst wenn sie sich aus mehr als vier Körperringen zusammensetzen.

3. Für die normale Schwanzregeneration isolierter Teilstücke gilt im allgemeinen dasselbe, was für größere Tiere bekannt ist.

4. Das Auftreten von atypischen Regeneraten erhöht sich mit sinkender Segmentzahl, wobei weit häufiger atypische Kopfregerate als Schwanzregenerate in Erscheinung traten.

5. Zwei kleine Teilstücke mit atypischen Vorderenden waren imstande, Kopf- und Schwanzregenerat zweimal nacheinander auszubilden.

6. Doppelte Köpfe traten bei isolierten Teilstücken einige Male auf, während doppelte Schwänze niemals gesehen wurden.

7. Auf 100 Versuchsexemplare ein- bis zehnsegmentiger Teilstücke kommen stets vier bis fünf Heteromorphosen, unter denen sich nur ein einziges Mal ein Individuum mit heteromorphem Kopf befand. Die Abschnitte, welche die antipolaren Bildungen hervorbrachten, setzten sich in keinem Falle aus mehr als 5 Segmenten zusammen; die Körperregion, aus der sie stammten, spielt dabei keine Rolle.

8. Axiale Unterschiede im Wurmkörper, derart, daß die Tendenz zur Kopfregeneration von vorn nach hinten zu abnimmt, während sich die Tendenz zur Schwanzbildung gerade umgekehrt verhält, waren an den isolierten Teilstücken nicht zu bemerken. Der Kopfteil selbst (der Kopf und die 8 ersten andersgestalteten Segmente) konnte mit dieser Methode nicht untersucht werden, da er isoliert nicht lebensfähig ist.

9. Es gelang durch eine bestimmte Schnittführung, an der Längsachse von größeren Wurmstücken überzählige Regenerate hervorzurufen, die sowohl in der Frontalebene als auch in der Sagittalebene des alten Teiles liegen können. Diese Neubildungen entstehen auf einen von freien Bauchmarkenden ausgehenden Reiz hin. Sie können als Doppel- und als Einzelanlage in Erscheinung treten.

10. Regenerate der Frontalebene: Bei einer seitlichen Doppelanlage bildet die orale Komponente ihrer Polarität entsprechend einen Schwanz, die aborale Komponente einen Kopf aus, deren innere Organe miteinander in Verbindung stehen.

11. Übergangsstadien beweisen, daß sich die Einzelregenerate von den Doppelkegeln ableiten lassen. Der Determinationscharakter eines entstehenden Einzelkegels richtet sich stets nach der Polarität der längeren Körperkomponente. Bei gleicher Länge der beiden Komponenten treten die seitlichen Köpfe oder Schwänze im selben Verhältnis auf.

12. Die Ausbildung von dreischwänzigen Würmern wurde zweimal beobachtet; die aborale Komponente war dabei zum mittleren Hinterende geworden.

13. Regenerate in der Sagittalebene: Es entwickelten sich einerseits typische Regenerate, andererseits bildeten sich innerlich doppelte Formen aus, wie sie bisher nur bei der Verwachsung zweier Embryonen bekannt geworden sind.

14. Versuche an Individuen mit lateralen Einzelregeneraten ergaben, daß jeder Ast einer Verzweigungsstelle erneut auswächst, wenn nach seiner Entfernung ein kurzer Stumpf des Bauchmarks (etwa 200 μ) erhalten blieb.

15. Bei Ausschaltung der Nervengabelstelle wird der abgetrennte Zweig eliminiert. Die übrigen Teile vereinigen sich dabei zu normalen Würmern oder Heteromorphosen, je nachdem, ob ungleichnamige oder gleichnamige Abschnitte zusammentreffen.

16. Regenerate, die zum zweitenmal gebildet werden, tragen im allgemeinen denselben Charakter wie bisher. Doch kann unter dem Einfluß eines benachbarten Kopfbereichs Umkehrung der Polarität stattfinden.

17. Der Kopf und die folgenden abweichend gebauten Segmente verhalten sich also in manchen Fällen wie ein unipotentes Gewebe. Weitere Versuche müßten ergeben, ob diese Wirkung an bisher noch unbekannte Gesetzmäßigkeiten gebunden ist, oder ob es sich hier in Wahrheit um ein unipotentes System handelt, während die Segmente aus

allen übrigen Körperregionen normalerweise bipolare Eigenschaften besitzen (vgl. auch Punkt 8).

18. Im Anhang wurden Beobachtungen über Veränderungen des Chloragogens mitgeteilt.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Prof. Dr. KORSCHULT für die zahlreichen Anregungen zu dieser Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. ALVERDES möchte ich gleichfalls für sein Interesse Dank sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. K. v. HAFFNER und Herrn Privatdozent Dr. O. MATTES für manchen wertvollen Rat zu Dank verpflichtet.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen.

<i>a.</i> , aboral;	<i>Gf.s₁</i> , erstes Gefäß zum Schwanzregenerat;
<i>a.Kg.</i> , aboraler Kegel;	<i>Gf.s₂</i> , zweites Gefäß zum Schwanzregenerat;
<i>a.Komp.</i> , aborale Komponente;	<i>Gk.</i> , Gabelstelle im Kopfregenerat;
<i>al.K.</i> , alter Kopf;	<i>Gs.</i> , Gabelstelle im Schwanzregenerat;
<i>al.Sg.</i> , alte Segmente;	<i>het.K.</i> , heteromorpher Kopf;
<i>B.Gf.</i> , Bauchgefäß;	<i>het.S.</i> , heteromorpher Schwanz;
<i>Bl.S.</i> , Blindsack;	<i>i.K.R.</i> , irreguläres Kopfregenerat;
<i>B.M.</i> , Bauchmark;	<i>i.S.R.</i> , irreguläres Schwanzregenerat;
<i>B.M.a.</i> , Bauchmark, von der aboralen Komponente herstammend;	<i>K.L.</i> , Kopfklappen;
<i>B.M.or.</i> , Bauchmark, von der oralen Komponente herstammend.	<i>M.</i> , Mundöffnung;
<i>Bo.</i> , Borsten;	<i>m.Z.</i> , mesodermale Zellen;
<i>d.</i> , dorsal;	<i>N.</i> , Nephridium;
<i>D.</i> , Darm;	<i>or.</i> , oral;
<i>D.a.</i> , Darm, von der aboralen Komponente herstammend;	<i>or.Kg.</i> , oraler Kegel;
<i>D.or.</i> , Darm, von der oralen Komponente herstammend;	<i>or.Komp.</i> , orale Komponente;
<i>Gbm.</i> , Gabelstelle des Bauchmarks;	<i>O.Schl.</i> , Ösophagusganglion;
<i>Gf.k.</i> , Gefäß zum Kopfregenerat;	<i>R.Gf.</i> , Rückengefäß;
	<i>Schn.</i> , Schnitt;
	<i>Schn.St.</i> , Schnittstelle;
	<i>v.</i> , ventral.

Literaturverzeichnis.

- ANDREWS, E. A., 1892: Bifurcated Annelids. Americ. Naturalist. Bd. 26.
 — 1894: Some abnormal Annelids. Quart. Journ. of micr. Science. Bd. 36. N. S.
 BOCK, M. DE, 1900: Le corps cardiaque et les amébocytes des oligochètes limicoles. Revue Suisse de Zool. Bd. 8.

- BONNET, CH., 1745: *Traité d'Insectologie*. Seconde partie: Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce. Paris.
- CORI, C. J., 1893: Ein Fall von partieller Doppelbildung bei *Lumbriculus variegatus*. *Lotos*. N. F. Bd. 14. Prag.
- CUÉNOT, L., 1891: Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. *Arch. Zool. experim.* (2). Bd. 9.
- 1898: Etudes physiologiques sur les Oligochaetes. *Arch. Biol.* Bd. 15.
- GALIGHER S. HYMAN und GALIGHER.
- HAFFNER, K. v., 1927: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Blutgefäßsystems von *Lumbriculus variegatus* MÜLL. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 130.
- 1928a: Über experimentell erzeugte Doppelköpfe bei *Lumbriculus variegatus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 132.
- 1923—1928 (= 1928b): Über Beziehungen zwischen dem Segmentalter und der Funktion des Rückengefäßes bei *Lumbriculus*. *Verh. der deutsch. zool. Gesellsch.* E. V. Budapest und München. Bd. 28—32.
- HYMAN, L. H., 1916: An analysis of the process of regeneration in certain microdrilous oligochaetes. *Journ. of Exp. Zool.* Bd. 20.
- und GALIGHER, A. E., 1921: Direkt demonstration of the existence of a metabolic gradient in annelids. *Journ. of Exp. Zool.* Bd. 34.
- IWANOW, P., 1903: Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 75.
- JOEST, E., 1897: Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 5.
- KORSCHULT, E., 1904: Über Doppelbildungen bei Lumbriciden. *Zool. Jahrb.* Suppl. 7.
- LIEBMANN, E., 1927: Untersuchungen über Chloragogen und Fett bei Lumbriciden. *Zool. Jahrb. (phys. Abt.).* Bd. 44, Heft 2.
- MORGULIS, S., 1907: Observations and Experiments on Regeneration in *Lumbriculus*. *Journ. of Exp. Zool.* Bd. 4.
- 1909a: Contributions to the Physiology of Regeneration. I. Experim. on *Podarke obscura*. *Journ. of Exp. Zool.* Bd. 7.
- 1909b: Contributions to the Physiology of Regeneration. II. Experim. on *Lumbriculus*. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 28.
- 1911: Beiträge zur Regenerationsphysiologie. V. Die Regeneration isolierter Segmente und kleiner Stücke von Würmern. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 31.
- MÜLLER, C., 1908: Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* und *Tubifex rivulorum*. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 26.
- RABES, O., 1902: Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 13.
- RATZEL, F., 1868: Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochaeten. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 18.
- RUTTLOFF, C., 1908: Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. f. Entw.-Mechanik.* Bd. 25.

- SCHNEIDER, G., 1896: Über phagocytere Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.
- 1899: Über Phagocytose und Exkretion bei den Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66.
- STOLTE, H. A., 1922: Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb. (phys. Abt.). Bd. 39.
- 1924: Altersveränderungen bei limicolen Oligochäten. Verh. d. D. Zool. Ges. 29. Jahresversammlung.
- 1927: Studien zur Histologie des Altersprozesses. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 129.
- VEJDOVSKY, F., 1888—1892: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
- v. WAGNER, F., 1900: Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Teil. Zool. Jahrb. (anat. Abt.). Bd. 13.
- 1906: Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. II. Teil. Zool. Jahrb. (anat. Abt.). Bd. 22.

Versuch einer Kritik der Homologiefrage der Arthropodentracheen.

Von

Dr. W. Ripper.

(Aus dem II. Zoologischen Institut in Wien.)

Mit 18 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung.	303
Begriff der Homologie	305
Morphologie der Tracheensysteme	307
<i>Symphyla</i>	308
<i>Diplopoda</i>	309
<i>Chilopoda</i>	314
<i>Insecta</i>	319
<i>Scorpiones, Pedipalpi, Araneae</i>	326
<i>Opiliones</i>	332
<i>Pseudoscorpiones</i>	335
<i>Solpugae</i>	337
<i>Ricinulei</i>	340
<i>Acarina</i>	340
Die Frage der Homologie der Tracheensysteme	347
Tracheen der Onychophoren	361
Theorien der Tracheenentstehung	363
<i>Nephromixium</i> -Tracheentheorie	363
Hypothese der Entstehung der Tracheen aus Hautdrüsen	365
<i>Limulus</i> -Theorien	366
Hypothese der Tracheenentstehung bei der Landtierwerdung	366
Zusammenfassung	369

Einleitung.

Trachee ist ein morphologischer Begriff, unter dem die Atemorgane der Landarthropoden zusammengefaßt werden, soweit sie als in den Körper eingestülpte Röhren entwickelt sind (da die Fächertracheen aus eingestülpten Sacculi zusammengesetzt sind, fallen sie auch unter

diesen Begriff). Die einheitliche Anwendung dieses Terminus auf alle verschiedenen respiratorischen Röhrensysteme der Arthropodenklasse hat die Vorstellung suggeriert, es handle sich überall um das gleiche Organ und man betrachtete sie als homolog. Diese Auffassung fand eine Stütze in dem Glauben, die Urform der Tracheen in den Tracheen der Protracheata, der bekannten Verbindungsgruppe zwischen Anneliden und Arthropoden, gefunden zu haben, so daß ihre monophyletische Entstehung und vergleichend-morphologische Gleichwertigkeit bewiesen schien. Man erkannte das Tracheensystem als charakteristisch für die Landarthropoden, und auf die Verhältnisse der Tracheenentwicklung wurde ein Teil des Systems und der phylogenetischen Anschauungen gegründet. In vielen phylogenetischen und morphologischen Arbeiten wurden die Tracheensysteme der verschiedenen Gruppen bearbeitet, auf Vergleiche mit verwandten Ordnungen phylogenetische Spekulationen gebaut, ohne daß je auf Grund eines Vergleiches der Morphologie und Embryologie aller Tracheensysteme der Arthropoden der Versuch gemacht worden wäre, die Homologie und Verwandtschaft dieser Organsysteme zu beurteilen, obwohl die Verschiedenheit von Arachniden- und Eutracheatentracheen schon lange eingesehen worden ist (z. B. KORSCHOLT 1890) und sich ferner als Konsequenz der älteren *Limulus*-Theorie auch die Nichthomologie der Tracheen innerhalb der Arachniden ergab. Mit dem Zweifel an der Richtigkeit der *Peripatus*-Theorie schien auch die monophyletische Entstehung und die Homologie der Tracheensysteme fraglich, und HANDLIRSCH hat in seiner Phylogenie (1919) vom Standpunkt der Anschauung, die Landarthropoden seien getrennt von aquatischen Formen abzuleiten, die verschiedenen Tracheensysteme als nicht homolog beurteilt und eine heterophyletische Entstehung dieser Organe wahrscheinlich gemacht.

Mit Rücksicht auf die allgemeine Bedeutung dieser Frage für die Vorstellungen der Arthropodenphylogenie schien es der Mühe wert, zu versuchen, das Homologieproblem der Tracheen einmal im Zusammenhang auf Grund vergleichend morphologischer Untersuchung der verschiedenen Tracheensysteme aufzurollen. Ich möchte betonen, daß bei der Frage der Homologie bewußt phylogenetische Überlegungen und Gesichtspunkte, die aus Beurteilungen der Gesamtorganisation resultieren, ausgeschlossen wurden, um nur das reine vergleichend morphologische Tatsachenmaterial zu berücksichtigen und so die Frage der Homologie am Bau des Organs selbst und nur an diesem zu beurteilen. Es liegt im Wesen der Fragestellung, daß die vorliegende Arbeit zum Teil synthetisch ist. Aber neben dem Erarbeiten von mor-

phologischen Details sind zusammenfassende Arbeiten geboten, um so das Tatsachenmaterial zu allgemeinen Schlüssen auswerten zu können. So stützt sich die Arbeit auf ein kritisches Studium einer umfangreichen Literatur und die Untersuchung folgender Arten:

<i>Scutigerella immaculata</i> NEWP.	<i>Stenobrothus</i> sp.
<i>Polydesmus complanatus</i> L.	<i>Carabus</i> sp. •
einige <i>Iulus</i> -Arten	<i>Aeschna</i> sp. larve.
<i>Cryptops hortensis</i> LEACH.	<i>Lycosa agricola</i> THOR.
<i>Lithobius forficatus</i> L.	<i>Dysdera rubicunda</i> KOCH.
<i>Geophilus flavidus</i> C.	<i>Phalangium cornutum</i> L.
<i>Himantarium</i> sp.	<i>Trogulus tricarinatus</i> L.
<i>Machilis polyropa</i> LATR.	<i>Allothrombidium fuliginosum</i>
<i>Sminthurus viridis</i> LBK.	HERING.
<i>Campodea staphylinus</i> WESTW.	<i>Ixodes tenuirostris</i> L.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Hofrat Dr. ANTON HANDLIRSCH für die Anregung zu dieser Untersuchung und die lebenswürdige Beratung während der Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen. Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am zweiten Zoologischen Institut möchte ich dem Vorstand des Institutes, Herrn Prof. JAN VERSLUYS, danken, und das um so mehr, als er das Tracheenproblem anders als HANDLIRSCH und der Verfasser beurteilt. Vielen Dank schulde ich auch Herrn Hofrat Direktor Dr. HANS REBEL, der mir eine außergewöhnliche freizügige Benutzung der zoologischen Bibliothek des Naturhistorischen Museums in Wien gestattete, die das Studium der außerordentlich großen Literatur ermöglichte. Für manchen Rat und Hilfe bin ich den Herren Prof. H. JOSEPH und Prof. KOLLMER verpflichtet.

Begriff der Homologie.

Die vergleichende Anatomie konnte zeigen, daß die Umbildungen der Organe Gesetzen folgen, die durch die inneren topographisch festen Beziehungen der umgebildeten Elemente gegeben sind. Auf dieser gesetzmäßigen Konstanz der Topographie dem »loi des connections« (GEOFFROY ST. HILAIRE) gründet sich eine rein morphologische Definition der Homologie: Homolog sind Organe in gleichen Lagebeziehungen. (I) (LUBOSCH).

Es ist zwischen der Homologie bestimmter Elemente an verschiedenen Tierformen (z. B. dem ersten Abdominalstigma bei den und den Arten) — spezielle Homologie — und der Homologie der gleichwertigen Elemente untereinander zu unterscheiden (z. B. zwischen dem ersten Abdominalstigma und den übrigen Stigmen) — Homodynamie, allgemeine Homologie.

Von den formell ähnlichen sind die in ihrer Funktion ähnlichen Elemente zu unterscheiden. Da homologe Organe verschiedene Funk-

tion besitzen können, anderseits gleiche Funktion ähnliche Form bedingt, ergeben sich daraus Schwierigkeiten in methodischer Hinsicht. Das hier zur Besprechung kommende Organsystem besitzt überall die gleiche Funktion, und es fragt sich nun, wieweit diese gleich funktionierenden Tracheen untereinander homolog sind.

Welche Methoden besitzen wir nun, die Homologie zweier Elemente nachzuweisen? Aus der obigen Definition (I) ergibt sich als erstes Kriterium die Lage der Elemente; nur auf die Lage bezogen scheinen aber Organe auch homolog, die aus verschiedenen Keimbildungen hervorgegangen sind. Es kommt also nicht nur auf die Lage im ausgebildeten Zustand, sondern auch auf die Lage im Keime an (LUBOSCH), und das führt zur genetischen Formulierung der Homologie: Homolog ist, was gleichen Ursprungs ist. (II) (LUBOSCH).

Und so wird uns der Vergleich der Verhältnisse der Anlage eines Organs zu einer zweiten Methodik der Homologieforschung.

Formelle Gleichwertigkeit wird gewöhnlich als Folge der Abstammung von einem gemeinsamen Ausgang betrachtet. Daraus ergibt sich, daß Homologie nur bei Formen vorkommen kann, die von gemeinsamen Vorfahren abstammen, Homologie wird so zu einem Kriterium der phylogenetischen Beziehungen. Diesen Gedankengang finden wir in der GEGENBAUERSchen Definition der Homologie: Homolog sind zwei Organe gleicher Abstammung: (III) die somit aus gleicher Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhalten zeigen.

Der Begriff der Homologie wurde beim Studium der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere entwickelt, wo die Verhältnisse wesentlich einfacher liegen, weil dort ein reiches fossiles Material vorliegt und sich die Umwandlungen homologer Organe in relativ jüngeren Epochen vollzogen haben. Die Stämme der Arthropoden haben sich aber viel früher in der Erdgeschichte entwickelt; durch Fossilien sind wir über die Beziehungen mancher Ordnungen sehr mangelhaft orientiert (man denke an die Verwandtschaft der *Arachnoidea*), so daß einige Forscher zweifeln, ob man den formellen Begriff der Homologie, der, wie wir gesehen haben, durch Gleichheit der Lage und Ähnlichkeit der Anlage definiert ist, auf die Verhältnisse der Arthropoden anwenden kann, indem sie annehmen, daß sich im Laufe dieser langen Perioden Änderungen nicht nur in der Lage, sondern auch in der Art der Anlage ausgebildet haben, so daß Homologiebeziehungen auch dort vorliegen, wo sie anatomisch und embryologisch nicht mehr nachweisbar sind, auf Grund phylogenetischer Überlegungen aber gefordert werden (z. B. VERSLUYS 1920).

Wir wollen diese Skepsis nicht außer acht lassen, um nicht die

Sicherheit unserer vergleichenden morphologischen Überlegungen zu überschätzen, aber doch an der Anwendung des Homologiebegriffes als einzigem morphologischen Charakterium der Abstammung festhalten, zumal uns die Erfolge der Anwendung der Homologie auf die Verhältnisse der äußeren Morphologie der Arthropoden darin bestärken.

Für die phylogenetischen Anschauungen hat die Erforschung der Homologie der Arthropodentracheen eine große Bedeutung, die etwa in den zwei folgenden Fragen gipfelt:

a) Sind die Tracheen der Arthropoden untereinander und mit denen von *Peripatus* homolog? Wenn ja, macht das die monophyletische Entstehung der Landarthropoden mit *Peripatus* als Stammform sehr wahrscheinlich. (*Peripatus*-Theorie).

b) Oder läßt sich für die Homologie der Arthropodentracheensysteme und der *Peripatus*-Tracheen kein Beweis finden? Eine Nichthomologie wäre ein wesentliches Argument für die Annahme einer selbständigen Entwicklung der Arthropodenstämme aus aquatischen Urarthropoden (Trilobitentheorie).

Um diese Frage zu entscheiden, wird in den folgenden Abschnitten versucht werden, zunächst eine Morphologie der Tracheensysteme der einzelnen Klassen zu geben, im Anschluß daran wird das Homologieproblem durch Vergleich des morphologischen und embryologischen Tatsachenmaterials erörtert, und im letzten Abschnitt sollen kurz die Vorstellungen der Tracheenentstehung skizziert werden.

Literatur.

HANDLIRSCH, A., 1919: Phylogenie. In: SCHRÖDERS Handb. d. Entw. Bd. 3. Ders., 1926: Arthropoda. In: KÜCKENTAL, Handb. d. Zool. Bd. 3. JACOBS-HAGEN, E., 1925: Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. LUBOSCH, W., 1925: Grundriß der wissenschaftlichen Anatomie. SPEEMANN, H., 1914: Zur Geschichte und Kritik der Homologie. In: Allg. Biologie, Kultur d. Gegenwart.

Morphologie der Trachensysteme.

Sieht man zu, wo im System der Arthropoden Gruppen Tracheenbildungen entwickelt haben, so findet man tracheenähnliche Bildungen in folgenden Stämmen (+):

<i>Arachnoidea</i>	+
<i>Merostomata</i>	—
<i>Xiphosura</i>	—
<i>Pantopoda</i>	--
<i>Crustacea</i> (Trachealorgane der <i>Isopoda</i>)	
<i>Inserta</i>	+
<i>Chilopoda</i>	+
<i>Progoneata</i>	+

Man konstatiert das Vorkommen in allen terrestrischen Arthropodenstämmen, in ansonsten aquatischen Gruppen bilden sich bei Landformen oft tracheenähnliche Einstülpungen des respiratorischen Epithels (*Isopoda*, Landkrabben). In tracheaten Ordnungen (*Arachnoidea*, *Insecta*, *Chilopoda*, *Progoneata*) gibt es Gruppen, die keine Tracheen besitzen. Es handelt sich dabei stets um kleine Formen: Größere Landarthropoden ohne Tracheen (Fächertracheen eingeschlossen) gibt es nicht, da eine Hautatmung bei größeren Formen infolge der chitinösen Körperdecke nicht mehr ausreicht.

Wir kommen jetzt auf die Morphologie der Tracheensysteme der einzelnen Gruppen zu sprechen:

Symphyla.

Das Tracheensystem dieser Ordnung ist charakterisiert durch ein Kopfstigma und die Beschränkung der Tracheen auf den Kopf und die

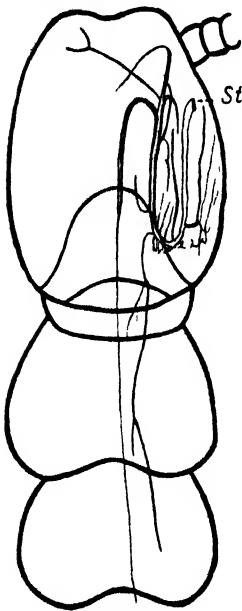


Abb. 1. Tracheensystem der Symphylen. *Scolopendrella nivea* SCOP. zum Teil nach HAASE (1888). St Kopfstigma. Tracheen auf Kopf und die ersten Körpersegmente beschränkt.

ersten drei Segmente. Es ist bloß ein Stigmenpaar vorhanden, das seitlich am Kopfe liegt. Und zwar befindet es sich caudad der Antennenansatzstelle unter dem Außengebilde des Postantennalorgans. Der Hauptstamm des Tracheensystems, eine Röhrentrachee, deren nur eine vom Stigma abgeht, läuft zunächst caudad, biegt nahe dem Hinterkopf cephalad um und erstreckt sich dann wieder nach vorn, parallel mit dem rückwärts verlaufenden Anfangstück. Vor dieser Biegung zweigt ein lateraler kleiner Ast ab, vom cephalad verlaufenden Tracheenstamm gehen Dorsaläste ab, die das Rückengefäß dicht unter den Tergiten bis über das dritte Segment begleiten (Abb. 1). Der Hauptstamm teilt sich auf gleicher Höhe mit dem Stigma in drei Endäste, deren innerer sich doppelt gabelt und sich mit dem homotypen kreuzt. So kommt es über den Schlundganglien zu einer ähnlichen Kreuzung wie bei den Lithobiiden, ohne daß es sich um mehr als eine Analogie handelt. Knapp nach der Biegung der Haupttrachee zweigt ein ventraler Ast ab, der nach vorn biegt und auf den Kopf beschränkt bleibt. Die Haupttrachee besitzt keine Spiralverdickung der Intima, sondern eine körnerartige Struktur, die sich auch in die Tracheenäste verfolgen läßt.

Die Lage des Stigmas zeigt keinerlei Beziehungen zu einer anderen Arthropodengruppe, ebensowenig wie der Bauplan der Tracheen, dessen Dorsaläste nur als analog ähnlich gelegene Äste anderer Gruppen aufgefaßt werden können. Über die embryonale Anlage ist mir nichts bekannt, ebensowenig über die postembryonale Entwicklung.

Literatur¹.

*ATREMS, C., 1926: In: KÜCKENTAL, Handb. d. Zool. Bd. 4, S. 16. BECKER, E., 1922: Rev. Zool. Russe. Bd. 3, S. 213. HAASE, E., 1883: In: SCHNEIDER, Zool. Beiträge. Bd. 1, S. 71. WILLIAMS, S., 1907: Proceed, Boston soc. hist. Bd. 33, S. 461. WOOD-MASON, J., 1883: J. Ann. mag. nat. hist. (V). Bd. 12, S. 60.

Diplopoda.

Die Diplopoden besitzen ein sehr einheitliches Tracheensystem, da diese Klasse trotz ihres Formenreichtums recht einheitlich organisiert ist. Das Tracheensystem ist rein segmental angeordnet: Auf jedem Segment (mit Ausnahme des ersten und zweiten bei den *Proterandria*) liegt ein Stigmenpaar. Die Stigmen befinden sich ventrolateral, scheinen also gegenüber den Chilopoden und Insekten ventrad verschoben, was im Zusammenhang mit der medianen Lage der Extremitäten steht. Wenn die Stigmen also auch nicht pleural wie bei den vorerwähnten Ordnungen liegen, so liegen sie aber — und das ist von theoretischer Bedeutung — doch stets dorsad der Extremität. Eine topographische Beziehung zu den einzelnen Scleriten nachzuweisen, ist ohne Bedeutung, weil eine Homologisierung des Exoskeletteils der Diplopoden mit denen der anderen Arthropoden noch keine endgültige Lösung gefunden hat. Es ist bemerkenswert, daß, von den zweiersten abgesehen, Stigmen auf allen Segmenten liegen, also auch auf dem Segment, das die Genitalöffnung trägt, was bei den Chilopoden und Insekten nicht der Fall ist. Das Luftleitungssystem besteht aus zwei Abschnitten, einem Ventilationsraum, der Tracheentasche (Diptere VERHOEFFS) und den anschließenden Diffusionstracheen, die entweder kleinkalibrige oder sich verästelnde weitlumigere Tracheen sind. Die Tracheentaschen finden wir bei allen Diplopoden, und sie sind ein für das Tracheensystem dieser Gruppe sehr charakteristisches Organ; doch kommen ähnliche Ventilationsräume auch bei verschiedenen Arachnoiden vor: Acariden, Pseudoskorpione (vgl. S. 336 und S. 342).

¹ Literaturangaben sind auf zusammenfassendere Arbeiten und solche, die für die Darstellung selbst benutzt wurden, beschränkt. Spezialliteratur und Literaturhinweise in den * gekennzeichneten Arbeiten.

Entwicklungsgeschichtlich entsteht die Tracheentasche natürlich auch als Einstülpung des Ectoderms und bewahrt enge Beziehungen zum Tegument, indem sich bei einigen Gruppen ein Teil der Taschenwand so eng an das Ectoderm anlegt, daß es zu einer Verschmelzung kommt. Auf Präparaten kann man deutlich die Stelle sehen, wo die ventrale Wand der Tasche ihre Selbständigkeit verliert und mit dem Tegument verschmilzt (*Opisthospermophora*).

Die Ausbildung der Körperringe, und vor allem der Bau der Sternite (damit im Zusammenhang die Lage der Hüften) hat einen großen Einfluß auf den Bau und die Lage der Tracheentasche: fest verschmolzene Sclerite sind begleitet von unbeweglichen Tracheentaschen, lockere von beweglichen, muskelreichen Taschen. Die großen Verschiedenheiten im Bau der Sternite in den verschiedenen Ordnungen und Unterordnungen bringen es mit sich, daß sich die Tracheentaschen sehr verschieden verhalten: So liegen die Tracheentaschen der *Opisthospermophora* nahe aneinander, gemäß der enge aneinander gerückten Lage der Hüften, während die getrennte Lage der Hüften der *Polydesmoidea* auseinander gerückte Tracheentaschen bedingen. Außerordentlich weit voneinander getrennte Tracheentaschen besitzen die *Plesioceraten*, im Zusammenhang mit der Zweiteilung und Trennung der Sternite. Von großer Bedeutung ist ferner die Beweglichkeit der Sternite, da sie Einfluß auf die Drehbarkeit der Tracheentaschen und damit auf Drehbarkeit der Hüften hat. Vielfach wirken die Tracheentaschen als Hebelarme, an denen Muskel angreifen, bei der Bewegung der Sternite und Hüften mit (*Lysiopetaloides*, *Nematophora*). Das führt uns auf die Tatsache des Muskelansatzes an den Tracheentaschen. Die Tracheentaschen haben nämlich neben der respiratorischen auch die Funktion eines Endoskeletelementes, in den ersten zwei Segmenten haben sie sogar nur diese Funktion. Der Ansatz von Muskel hat morphologische Differenzierungen der Tasche zur Voraussetzung. Die Muskelansatzstellen sind für die Diplopodentracheen sehr charakteristisch. Solche Ansatzstellen sind die nur als solche funktionierenden Innen- und Außenarme der Taschen (*Chorizoarata*, *Polydesmoidea*), ferner Differenzierungen der Taschenwände, Cristenbildungen in Form von Kanten, Rippen und flügelartigen Verbreiterungen. Diese Muskeln sind für die Respiration von Bedeutung, da bei den Diplopoden Atembewegungen nach Art der Insekten nicht vorkommen und die Lufterneuerung durch Volumsänderungen der Ventilationsräume gewährleistet wird. Man hat diese Muskelansätze an Teile des Tracheensystems, die sich in keiner Gruppe so zahlreich und in verschiedenen Modifikationen

wie gerade bei den Diplopoden finden, zu einem ausschließlichen Charakteristikum dieser Klasse stempeln wollen. Dies geht aber zu weit, da sich bei manchen Arachnoiden den Acariden (z. B. den *Thrombidiiden*) und Pseudoskorpionen ganz analoge Dilatator-muskel der Ventilationsräume dieser Formen finden.

Die Abb. 2 gibt eine Vorstellung von der Form der Tracheentaschen, die in den einzelnen Diplopodengruppen in verschiedener Art modifiziert sind, trotz ihrer Formmannigfaltigkeit aber vergleichend-morphologisch das gleiche Organ darstellen, weshalb ein Eingehen auf einzelne Formen sich hier erübrigt.

Die Taschen, deren Form zwischen Flaschen-, Retorten- und Sackform schwankt, werden von sehr verschiedenen dicken Chitinwänden gebildet, die bei manchen Gruppen sehr stark (*Opisthospermophora*, *Polydesmoidea*, *Lysiopetaloidea*), bei anderen Gruppen wieder sehr schwach (z. B. *Colobognatha*) sind. Durch das Auftreten dünnwandiger Stellen, die durch Pumpmuskel bewegt werden, kommt es zu Fensterbildungen in der Chitinwand. Die chitinige Intima ist oft gerunzelt oder wabig strukturiert; in der Innentasche wird die Skulptur schwächer und verschwindet meist im Gebiet der Tracheenmündungen. Interessant ist das Auftreten einer Spiralverdickung im letzten Abschnitt der Tracheentasche bei den *Plesiocercata*, spezialisierten Formen.

Die in die Tracheentaschen hineindiffundierte oder eingesaugte Luft wird durch Diffusionstracheen weitergeleitet, von denen zwei verschiedene Typen bei den Diplopoden vorkommen.

Bei den *Proterandria*, die in mancher Beziehung die primitivere Gruppe darstellen, gehen von den Tracheentaschen Bündel mit einer mehr oder minder großen Anzahl von kleinkalibrigen Tracheen ab, so daß siebähnlich durchlochte Stellen in der Wand der Tracheentasche entstehen. Diese Einmündungsstellen sind meist weichhäutig, vielfach

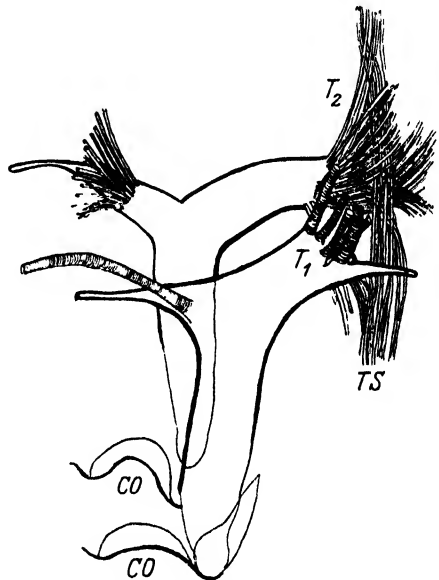


Abb. 2. Tracheentaschen der Diplopoden. *Julus* sp. Kalilaugemaceration. Die beiden rechten Tracheentaschen eines Doppelsegmentes. Verschiedene Kaliberstärken (T_1 , T_2), T_s Tracheen-längsstrang.

beutelartige Zipfel der Taschen. Die Zahl solcher Mündungsfelder variiert in den einzelnen Gruppen, ebenso wie ihrer Entfernung vom Stigma. Während sie z. B. bei den *Opisthospermophora* an den proximalen Zipfeln der Endtaschen zu liegen kommen, sind sie bei den *Polydesmoidea* mehr distal an den Mitteltaschen entwickelt.

Diese kleinkalibrigen Tracheen sind von gleichbleibendem Lumen, unverzweigt, anastomisieren nicht und sind keineswegs nur auf ein Segment beschränkt, sondern legen sich zu Strängen zusammen, in die Tracheen anderer Taschen aufgenommen werden, so ein Röhrensystem bildend, in dem viele getrennte Tracheen bündelartig vereinigt sind und das die einzelnen Organe, Nervensystem, Gonaden usw. versorgt, am Darm Geflechte bildend; Tracheenbündel gehen auch zu den Extremitäten. Die Tracheen, die von Außen- und Innentasche abgehen, weisen mitunter verschiedene Kaliberstärken auf. Es sind stets dünne Röhren, bestehend aus einer Matrix, deren Kerne weit voneinander getrennt sind, und einer chitinösen Intima, die stets eine spiralförmige Verdickung aufweist. Am Ende setzt sich die Trachee in eine Capillare fort, wie REMY 1925 gezeigt hat, und tritt als solche in ein Endzellennetz ein, das syncytial die Organe umgibt.

Neben diesen langen Tracheen kommen noch andere vor, die physiologisch noch nicht aufgeklärt sind, besonders mannigfaltig bei den *Lysioptaloidea*. Da sie nur bei einzelnen Gruppen vorkommen und bisher keinerlei vergleichend-morphologische Beziehungen aufgedeckt werden konnten, sollen sie hier nur erwähnt werden (Näheres bei VERHOEFF 1928).

Den langen, unverzweigten Tracheen stehen die in mancher Hinsicht an Insektentracheen erinnernden Tracheen der *Opisthandria* gegenüber und die der *Pselaphognatha*.

Die weniger sackförmigen, eher schlauchähnlichen Tracheentaschen setzen sich in große Tracheen, nicht scharf abgesetzt, fort, die sich dann baumförmig verästeln. Diese Tracheenstämme, die an den Enden der Innen- und Außentaschen, 2—4 an der Zahl, entspringen, sind großkalibrig, verschiedenlumig und nehmen an Weite ab, je mehr sie sich von der Tasche entfernen. Sie erstrecken sich zu den einzelnen Organen, in die Beine usw. Diese Tracheen zeigen eine Spiralverdickung der Intima in den kräftigen Stämmen, entsprechend deutlicher ausgeprägt als bei den *Proterandria*. Bemerkenswert ist eine Gitterspiralung (VERHOEFF), indem durch Anastomosieren der Spiralverdickung eine netzartige Struktur entsteht. Die Tracheen gehen auch bei den *Opisthandria* in Tracheencapillaren über, die aber hier verzweigt sind, ähnlich wie in den Endzellen der Insekten.

Der nicht distinkte Übergang zwischen der Tasche und den Tracheen und die Spiralverdickung haben VOGES, WERNITSCH u. a. dazu geführt, die Tracheentaschen als modifizierte Trachee, die der Anfangstrachee der Insekten entspricht, aufzufassen und das Tracheensystem der *Glomeriden* in gewisser Hinsicht als eine Art Verbindungsglied zwischen den Tracheensystemen der Diplopden und dem der Insekten und Chilopoden aufzufassen. VERHOEFF wendet sich gegen diese Ansicht, wobei er als Grund neben der morphologischen Eigenart der Tracheentaschen und den Beziehungen zur Muskulatur darauf hinweist, daß dieser strukturelle Übergang in zweifellos sekundären Gruppen vorkommt. Mir scheint dieser letzte Grund sehr überzeugend. Die *Opisth-andria* sind einseitig spezialisierte Formen, die als Übergangsformen zu Insekten und Chilopoden nicht in Frage kommen.

Dagegen sehen wir in der Ähnlichkeit dieser Tracheen, die weitergehend ist als es VERHOEFF und VOGES bekannt war (Endzellen mit Capillarbäumchen wie bei den Insekten), einen sehr schönen Konvergenzfall, wie man einige in der Entwicklung der Arthropodentracheensysteme aufzeigen kann. Solche Konvergenzfälle sind für das Verständnis der Entstehung des Baues der Tracheensysteme ungemein interessant, weil sie zeigen, wie formell Gleichwertiges aus verschiedenen Organen entsteht.

Von großem Interesse bei einem Vergleich der Tracheensysteme sind ursprüngliche primitive Verhältnisse des Tracheenbaues. Als solche werden die Tracheensysteme der *Colobognathen* angesehen, ein Standpunkt, den wir mit dem bekannten Diplopodenforscher VERHOEFF (1928) teilen. Diese Gruppe besitzt ein schwächer entwickeltes Tracheensystem, da sie noch ein zweites Respirationsorgan in den Coxalsäckchen besitzt. Es sind das an den Hüften gelegene einziehbare Ausstülpungen respiratorischen Epithels, die sich bei den *Colobognathen* an fast allen Beinpaaren findet. Solche Bildungen ausstülpbaren respiratorischen Epithels finden wir auch bei anderen ursprünglichen Gruppen, wie z. B. bei den *Thysanuren* oder den *Perlarien*. Wir halten dieses Nebeneinandervorkommen von in das Innere des Tieres verlagertem respiratorischen Epithel (Tracheen) neben diesen ausgestülpten Atmungsorganen für einen primitiven Zustand der Luftatmung, wie er sich bei der Landtierwerdung der Arthropoden (vgl. S. 366) entwickelte; nebenbei bemerkt scheinen die verschiedenen ausgestülpten Epithelien bei den Diplopoden und verschiedenen Insekten nur analoge Bildungen zu sein. Die Annahme einer sekundären Erwerbung solcher wenig leistungsfähiger Atmungsorgane neben einem gut funktionierenden Tracheensystem,

wie das der Diplopoden, die das Tracheensystem zur Reduktion bringen sollen — so wurden die Verhältnisse der *Colobognathen* auch interpretiert — entbehrt jeder Wahrscheinlichkeit.

Wenn die *Colobognathen* auch sicher nicht die Tracheen der Urdiplopoden erhalten haben, zeigen sie doch eine recht primitive Stufe der Tracheenentwicklung, weshalb die Tracheen hier besprochen werden sollen. An die winzigen Stigmen setzt eine Tracheentasche an, bestehend aus einem Anfangsrohr, das sich bald in eine Außen- und Innentasche teilt, in die je ein Bündel langer und zarter Tracheen mündet. Der Innenarm ist als Lumen einer ihn rings umgebenden Muskelplatte ausgebildet, in das von verschiedenen Richtungen Tracheen eintreten, ohne dicht aneinander geschlossen solche Siebplatten zu erzeugen, wie man sie bei anderen Proterandrien, aber auch an den Außentaschen der *Colobognathen* findet. Diese sind bedeutend länger als die Innentaschen, mit zwei dicht nebeneinander stehenden Tracheengruppen und laufen in ein Sehnenbündel aus. Wegen der zarten Wandung der Tracheentasche funktionieren sie als Ganzes als Luftpumpen; Muskelansatz in größerer Ausdehnung bedingt eine dickere Wandung der Tracheentaschen, der Muskelansatz an den Tracheentaschen der *Colobognathen* ist auch geringer als bei den anderen Diplopoden.

Literatur.

*ATTEMS, C., 1926: In: KÜCKENTHAL, Handb. d. Zool. Bd. 4, S. 61. EFFENBERGER, W., 1907: Zool. Anz. Bd. 31, S. 782. *VERHOEFF, W., 1928: In: BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 5, 2. Abt., S. 1186—1276. VOGES, E., 1878: Zool. Anz. Bd. 1, S. 361. Ders., 1878: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31, S. 131. Ders., 1916: Ebenda. Bd. 116.

Chilopoda.

Die Tracheensysteme der Chilopoden zeigen große Unterschiede, wodurch eine für alle Chilopodengruppen passende Charakterisierung zunächst unmöglich ist. Für uns handelt es sich hier vor allem darum, die ursprünglichen, möglichst wenig spezialisierten Merkmale der Chilopoden aufzufinden, um sie mit denen anderer Arthropoden vergleichen zu können. Wir suchen ursprünglichere Verhältnisse des Tracheensystems bei Formen, die auch in anderen Merkmalen wenig spezialisiert sind. Das sind nach der Klassifikation von ATTEMS (1925) die *Geophilomorpha* wegen ihrer am wenigsten gestörten Homonomie der Segmente, der wenig differenzierten Coxalanhänge und der geringen Entwicklung der Sinnesorgane. Da aber gegenüber den *Epimorpha*, zu denen die *Geophilomorpha* gestellt werden, die andere Untergruppe, die *Ana-*

morpha, getrennt von den Urchilopoden abgeleitet werden, so wird auch das Tracheensystem der weniger spezialisierten Gruppe dieser Unterklasse, der *Lithobiomorpha*, herangezogen werden müssen, um eine Vorstellung des Chilopodentracheensystems zu bekommen. Die *Scutigermorpha* dagegen werden als aberrant spezialisierte *Anamorpha* aufgefaßt, was ihr eigentliches Tracheensystem als Bildung einer sehr spezialisierten Gruppe beurteilen läßt.

Die Stigmen der Chilopoden liegen (außer bei den *Scutigermorphora* im dorsalen Teil der Segmente) lateral auf einem stärker chitinierten Scleriten näher dem Tergiten als den Sterniten in den häutigen Pleuren: Am stärksten sind diese Schildchen bei den *Geophilomorpha* entwickelt.

Die Stigmen sind segmental angeordnet, doch finden sie sich nicht auf allen Körpersegmenten. Die Anzahl der Stigmen ändert sich nicht nur mit der Zahl der Segmente, vielmehr ergeben sich auch Unterschiede in den einzelnen Gruppen: Die homonom segmentierten *Geophilomorpha* besitzen entsprechend ihrer Homonomie vom zweiten bis zum vorletzten beintragenden Segment auf allen Segmenten Stigmen. Bei den *Scolopendromorpha* liegen die Stigmen auf den Segmenten (2) 4, 6, (8) 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21(23), es ist also auf jedem zweiten bzw. dritten (8) ein Stigma ausgefallen, so daß die stigmenlosen Segmente von den Stigmen der angrenzenden Segmente versorgt werden müssen. Nur *Plutonium* hat auf allen Segmenten zwischen dem 3. und 21. Segment Stigmen: Wir konstatieren Verschiedenheiten der Stigmenzahl innerhalb einer Ordnung. Die *Anamorpha* besitzen 3—7 Stigmen auf den Segmenten 2, 4, 6, 9, 11, 13, 15, die aber in einem oder mehreren Segmenten fehlen können. Ganz anders sind die Verhältnisse der *Scutigermorpha*: Bei diesen liegen unpaare Respirationsöffnungen, hier Stomata genannt, dorsal am Hinterrande des 1. 3. 5. 8. 10. 12. und 14. Segment. Man muß aber feststellen, daß sich bei den übrigen *Anamorpha* und den *Epimorpha* auf den folgenden Segmenten nie Stigmen finden: a) Kopfsegmenten, b) Kiefer-Fußsegment, c) Endbeinsegment, d) Genitalsegment.

An die Stigmen, die von einem Ringwulst, einem Peritrema, umgeben sind, schließt sich ein kleiner Vorraum, hier Kelch genannt, an den die Tracheen ansetzen. Diese Tracheen versorgen die Organe des stigmentragenden Segmentes, erstrecken sich aber auch in benachbarte stigmenlose Segmente; stigmentragende Segmente werden ebenfalls von Tracheen anderer Segmente durchzogen, die sich erst in entfernten Segmenten aufzweigen, so daß ein segmentaler Bauplan der Tracheenverteilung durchbrochen erscheint. Es gilt das nicht nur für die Versorgung der vorderen und hintersten Körperabschnitte, auch in den

mittleren Segmenten begleiten viscerele Tracheen vielfach den Darm oder die Genitalorgane durch ein paar Segmente, die selbst Stigmen und Tracheen besitzen. Anastomosen verbinden in der Längs- und Querrichtung die Äste einzelner Tracheen, mitunter über mehrere Segmente. Die Anastomosenbildung ist sehr stark und bildet besonders bei älteren Individuen mancher Gruppen ein dichtes Maschenwerk, fehlt aber bei vielen *Anamorphen*.

Groß ist in manchen Gruppen die Anzahl accessorischer Tracheen, die die Anzahl der Tracheenäste sehr vermehren. Von diesen Neubildungen nicht immer scharf zu trennen sind Aufspaltungen mancher Äste in eine Anzahl sekundärer Tracheen. Junge Exemplare besitzen diese große Menge accessorischer Tracheen noch nicht, bieten also für die Untersuchung einfachere Verhältnisse, die sich eher vergleichen lassen.

Auffallend ist an den Chilopodentracheen — und das unterscheidet sie u. a. von denen der Insekten — die relativ rasche Verjüngung der Tracheen in ihrem Verlaufe. Von der Art der baumförmigen Verzweigung gibt Abb. 4 ein gutes Bild.

Der Bauplan der Chilopodentracheen soll an zwei Beispielen erörtert werden:

Lithobius forficatus L.: Wie eingangs erwähnt, sind die *Lithobiomorpha* weniger abgeleitete Formen der *Anamorpha*. Der Bauplan ihres Tracheensystems scheint wenig spezialisiert, insofern als Anastomosen fehlen. Dagegen ist das die Anordnung der Stigmen auf jedem zweiten bzw. dritten Segment gegenüber den Verhältnissen der *Geophilomorpha* abgeleitet. Sollen Tracheenäste verglichen werden, bietet das Versorgungsgebiet einen Anhaltspunkt zur Homologisierung, wenn auch das häufige Vorkommen von Analogien das Bild stark unklar machen kann. Vom ersten Stigma, das die ersten drei Segmente versorgt, entspringen fünf Tracheen, ein großer dorsaler Stamm, der unterhalb des ventralen entspringt, sich dann aber über den ventralen legt; er gibt in den Segmenten kleinkalibrige Äste ab, die die Muskel, das Rückengefäß und die dorsalen Körperpartien versorgen, einer der abzweigenden Äste versorgt auch den Kieferfühler. Der mehr lateral und dorsal entspringende Stamm wird zu einem ventralen Kopfstamm, bildet eine eigentümliche Kreuzung im Kopfe, versorgt Mundteile und Fühler; in den vorderen Körpersegmenten gehen ebenfalls Äste mit ventralem Versorgungsgebiet ab. Diese zwei beschriebenen Kopfstämme finden sich in ähnlicher Ausbildung bei den Insekten, dort *Trachea cephalica superior* und *inferior* genannt. Ein dritter, größerer Ast wendet sich gegen

die Mediane und biegt dann caudad, von ihm zweigen kleinere Tracheenbüschel ab, die zum Teil viscerele Zweige sind (vgl. Abb. 3). Zu diesen Ästen kommen dann noch zwei bis drei kleinere mit teils ventralem, teils dorsalem Versorgungsgebiet, wie bei den übrigen Segmenten. Doch sind individuelle Verschiedenheiten ebenso wie Asymmetrien häufig (vgl. Abb. 5). Von den übrigen Segmenten gehen ebenfalls fünf Äste ab,

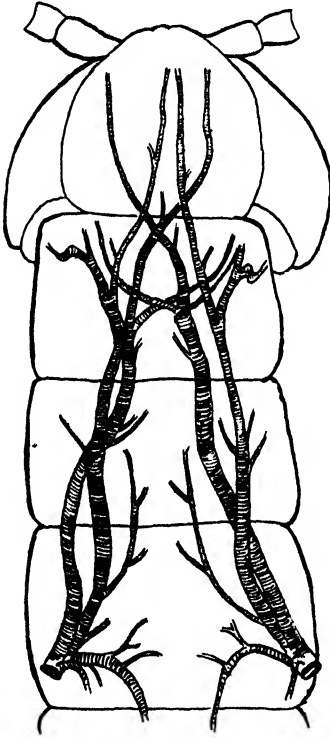


Abb. 3.

Abb. 3. Tracheensystem von *Lithobius forficatus*. Berlinerblauinjektion des Tracheensystems nach KROGH. Äste des ersten Stigmas.

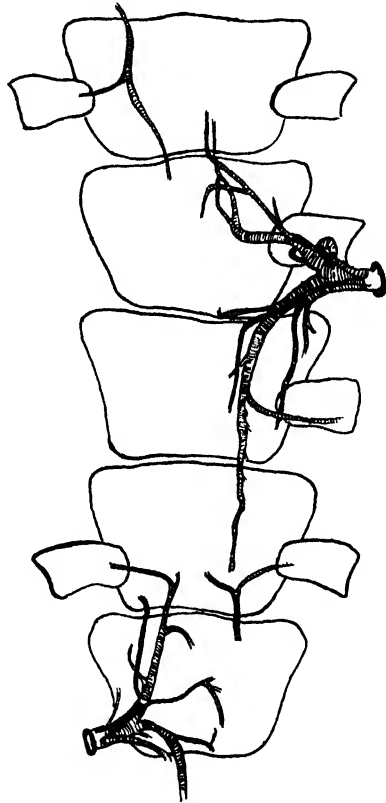


Abb. 4.

Abb. 4. Tracheensystem von *Lithobius forficatus*. Berlinerblauinjektion des Tracheensystems nach KROGH. Äste des Stigmas des neunten Segmentes. Versorgung der stigmenlosen Segmente durch Äste der Nachbarsegmente.

und zwar cephalad (a) und caudad (b) je zwei mit analogem Versorgungsgebiet, dazu kommt ein lateral verlaufender:

- a) dorsale Trachee, Rückengefäß, Muskulatur versorgend,
- aa) ventrale Trachee, an deren Ursprung der Beinast entspringt,
- b) dorsale Trachee, wie oben,

bb) ventrale Trachee, zum Teil visceral, in den benachbarten Segmenten Bein- und ventrale Äste abgebend.

Diese Teilung in cephalad und caudalwärts verlaufende Tracheen ist wohl sekundär im Zusammenhang mit der Versorgung der stigmenlosen Segmente benachbarter Segmente.

Geophilus flavidus C.: Dagegen scheint das Fehlen von Anastomosen, der einfache Bau des Tracheensystems ursprünglich im Gegensatz zu den Tracheen der *Geophilomorpha*, deren Tracheensystem durch die Entwicklung einer Anastomosenbildung des Herztracheennetzes spezialisierter ist: Von jedem Stigma gehen zwei dorsale Äste aus, deren vorderer median mit dem homotypen und dem caudalen des

vorhergehenden Segmentes anastomosiert, so ein Netzwerk bildend. Ferner verzweigt sich ein schwacher ventraler Stamm in der Gegend des Ganglions, ein kleiner lateral, ein anderer versorgt die Extremität,

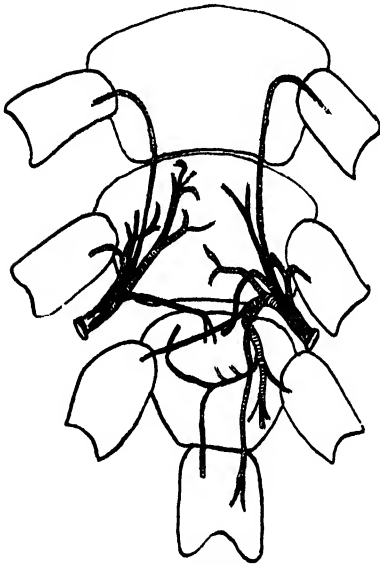


Abb. 5.

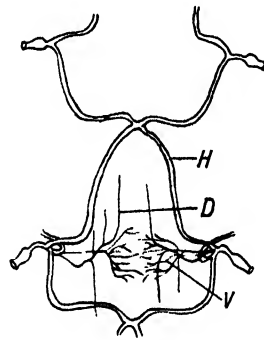


Abb. 6.

Abb. 5. Tracheensystem von *Lithobius forficatus*. Berliuerblauinjektion nach KROGH. Verzweigung der Äste des letzten Stigmas im Genital- und Endbelynsegment. Asymmetrie der Äste.

Abb. 6. Tracheensystem von *Geophilus electricus* nach HAASE (1883), Abb. 22. // Herztracheennetz, *d* dorsale und *v* ventrale Ästchen.

der gemeinsam mit dem Ast zum Ganglion entspringt, daneben finden sich noch kleine dorsale Ästchen (Abb. 6). Sichere Anhaltspunkte, auf welche Stämme das Herzmaschennetz zurückzuführen ist, fehlen; seiner Topographie nach besteht es aus dorsalen Stämmen, die eigentümlicherweise bei *Geophilus* die stärksten Stämme bilden würden.

Vergleicht man das Tracheensystem ähnlicher spezialisierter *Geophilomorpha*, so findet man z. B. bei *Himantarium* ein viel tracheenreicheres System, das eine große Anzahl neu dazugekommener Tracheen aufweist, von denen mächtige Visceraltracheen bemerkenswert sind.

Fassen wir zusammen: Die Chilopoden besitzen baumförmig verästelte Tracheen, deren Bauplan und Bau an die Insektentracheen er-

innert; bei den homonom segmentierten Formen sind in jedem Segment Stigmen vorhanden, fehlen aber bei den Anamorphen auf jedem zweiten. Eine weitgehende Anastomosenbildung verändert den ursprünglichen Bauplan der Tracheen, bei Formen, wo keine Anastomosen vorhanden sind (ob ursprünglich?), lassen sich ähnlich wie bei Insekten dorsale und ventrale Äste auffinden, während von den ventralen Ästen getrennte Visceraläste vielfach fehlen. Wie bei den Insekten lassen sich weiltumige große Tracheen mit ovalem Querschnitt — Ventilationstracheen — von den dünneren sich aufzweigenden Diffusionstracheen unterscheiden. Große Ähnlichkeit mit dem Bauplan des Insektentracheensystems zeigt ferner die Ausbildung der Kopfstämme. Die Versorgung der Gewebe ist verschieden: bei manchen Gruppen sehr gering, bei anderen ungemein reich durch das Vorkommen accessorischer Tracheen.

Ein allgemeiner Bauplan des Chilopodentracheensystems, auf den sich die Tracheensysteme der verschiedenen Gruppen zurückführen lassen, ist bei recenten Formen nicht bekannt. Hierin drückt sich die Kluft *Anamorpha* - *Epimorpha* aus, die sich eben nicht auf gemeinsame ursprüngliche Verhältnisse zurückführen lassen. Soll ein allgemeiner ursprünglicher Typus der Chilopodentracheen rekonstruiert werden, so muß er gedacht werden als Tracheensystem, das auf allen Segmenten, mit Ausnahme des 1., 2. und des Genital-Endbeinsegmentes Stigmen besaßen, die lateral in den Pleuren lagen. Von diesem Stigma entsprang eine ganz kurze Anfangstrachee, die sich in folgende Äste aufzweigte: einen Dorsalast (Versorgungsgebiet: Pericardialraum, dorsale Muskulatur), einen Ventralast (Bauchganglion, ventrale Muskulatur), davon abzweigend oder selbständig ein Beinast; soweit man von den recenten Formen schließen kann, war ein Visceralast auch nur als Sekundärast entwickelt. Daneben gingen von der Anfangstrachee kleinere laterale Äste aus. Anastomosen fehlten.

Literatur.

*ATTEMS, C., 1926: Chilopoda. In: KÜCKENTHAL, Handb. d. Zool. Bd. 4, S. 297. HAASE, E., 1885: In: SCHNEIDER, Zool. Beiträge. Bd. 1, S. 73. HEYMONS, R., 1901: Entwicklungsgesch. d. Scolopender. Bibl. Zool. Chunn. Heft 33. SINCLAIR, F., 1892: Ann. mag. Nat. hist. (6). Bd. 9 (und Philos. Trans. London. Bd. 183). *VERHOEFF, K. W., 1902—1906: In: BRONN, Klassen d. Tierreiches. VOGES, E., 1916: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 116, S. 75.

Insecta.

Verglichen mit den bisher betrachteten Gruppen ist das Insektentracheensystem spezialisierter, aber auch starrer in bezug auf Stigmenzahl und Ausbildung der Hauptstämme. Neben der überwältigenden

Mehrzahl der Pterygoten, die ein recht einheitliches Tracheensystem besitzen, gibt es aber auch stark abweichend gebaute Tracheen bei den Apterygoten. Sehen wir von diesen zunächst einmal ab, so finden wir beim erwachsenen Insekt typischen Falles zwei thorakale und acht abdominale Stigmen. Die Stigmen liegen lateral bald in der Mitte, bald mehr an den Rand des Segmentes gerückt, manchmal intersegmental. Die Zugehörigkeit eines Stigmas zu verschiedenen Scleriten bzw. ihre Lage in der Bindehaut ist vielfach nicht auf Wanderung der Stigmen, sondern auf die verschiedene Ausbildung der Sclerite zurückzuführen. Immerhin kommen Verlagerungen innerhalb eines Segmentes und auf das Nachbarsegment vor. Auf die intersegmentale Lage gründet sich die Auffassung der Stigmen als intersegmentale Bildungen (BURMEISTER 1832, KOLBE 1893, KEILIN 1924); vor allem aus embryologischen Gründen ist diese Ansicht nicht haltbar (LEHMANN 1924).

Umstritten und noch immer nicht völlig geklärt ist die Frage der Zugehörigkeit der Thorakalstigmen. Meist kommen zwei thorakale Stigmen vor, wo drei auftreten, dürfte es sich um sekundäre Verhältnisse handeln, wie etwa bei der sehr abgeleiteten Gruppe der Puliciden. Von diesen zwei Thorakalstigmen liegt das erste recht verschieden: am oder sogar vor dem Prothorax, am Mesothorax oder intersegmental. Embryonal legt es sich, soweit bekannt, immer am Prothorax an und wird daher meistens diesem zugerechnet, zumal für eine Homologie des ersten Stigmas in den verschiedenen Insektengruppen die gleiche Stellung im Bauplan des Tracheensystems (z. B. die regelmäßige Abgabe der zwei Kopfstämme, Beinäste usw.) spricht. Doch lassen extrem cephalad gelegene Stigmen (z. B. *Dytiscus*) die Verhältnisse doch nicht so einfach erscheinen. Eines der Thorakalsegmente kann auch reduziert sein (Mallophagen).

Zu diesen Thorakalstigmen kommen meist acht abdominale, doch entfallen manchmal die letzten (*Mallophaga* 6, *Coleoptera* 6—8, *Aphida* 7). Weitgehende Reduktionen kommen vor, z. B. *Coccidae*, wo überhaupt oft die Abdominalstigmen fehlen.

Sehr starke Spezialisierungen, auch Reduktionen der Stigmen zeigen Larvenformen meist im Zusammenhang mit veränderter Lebensweise (Wasserleben, Parasitismus). Dabei handelt es sich stets um cänogenetische Bildungen.

Während die Stigmen eine segmentale Anlage zeigen, sind diese im Bauplan der Tracheen vielfach verloren gegangen. Teile eines Tracheensystems erstrecken sich in andere Segmente, z. B. Kopfstämme oder Äste, die nebenliegende Segmente versorgen (z. B. *Dytiscus*, Metathorax versorgt vom ersten Abdominalstigma).

An jedes Stigma schließt sich eine kurze, manchmal blasig aufgetriebene Anfangstrachee an, die sich in einzelne Äste aufspaltet, die die verschiedenen Versorgungsgebiete aufsuchen; die großen Äste bilden mit durch Anastomosierung (vgl. später) entstandenen Längsstämmen die Ventilationstracheen, charakterisiert durch ihren ovalen Querschnitt. Die zu den Versorgungsgebieten leitenden Tracheen (Diffusionstracheen), spalten sich durch Weiterverzweigung und Verästelung in immer feiner werdende Röhren auf, die schließlich in intrazelluläre Capillaren (Tracheolen) der schwimnhautförmig verbreiterten multipolaren Matrixzellen (Endzellen, Tracheolarzellen) übergehen und so den Gasaustausch der Gewebe selbst vermitteln. Diese Endzellen sind untereinander durch cytoplasmatische Verlängerungen verbunden, bilden so syncytiale Membranen, in die sich die Tracheolen selbst nie hinein erstrecken (REMY 1925, BONGARDT 1903, HOLMGREN 1908, RIEDE 1912, WAHL 1890 u. a.).

Konstanz in dem Bau der Tracheen läßt sich nur bei den größeren Tracheen beobachten, die feineren Äste zeigen nicht nur bei den verschiedenen Arten große Unterschiede, sondern auch starke individuelle Schwankungen, so daß vergleichend morphologisch nur mit den großen Tracheen gearbeitet werden kann.

Da das Tracheensystem der obercarbonischen Formen natürlich nicht bekannt ist, kann eine Vorstellung des primitiven Insekten-tracheensystems nur durch eine Untersuchung recenter, den Palädyctopteren nahestehender Formen gewonnen werden. Als solche werden nach HANDLIRSCH (1919, 1928) die Ephemeriden angesehen, deren Tracheensystem recht einfache Verhältnisse zeigt.

Beim Vergleich der verschiedenen Tracheenbaupläne der Insekten fällt nicht nur eine große Übereinstimmung in der Zahl und Lage der Stigmen untereinander (vgl. oben), sondern auch bedeutende Ähnlichkeiten im Bauplan der Tracheensysteme auf: in ihrer Gesamtheit überblickt, erscheinen sie in den verschiedenen Insektenordnungen als Modifikationen desselben Grundtypus (LEHMANN 1924), was den herrschenden Vorstellungen der Abstammung der Insekten von gemeinsamen Stammformen entspricht. Charakteristisch für dieses einfache Tracheensystem ist die Anordnung der Stigmen auf den Pleuren des zweiten und dritten Thoraxsegmentes und dem ersten bis achten Abdominalsegment. Vom mesothorakalen Stigma gehen zwei Kopfstämme aus (Trachea cephalica superior und inferior), ferner von jedem Thorakalsegment Bein- und Flügeläste; an allen zehn Stigmen setzen ferner segmentale Äste an: dorsale, die das Rückengefäß und die dorsale

Muskulatur, viscerales, die Darm-, Gonaden- und Fettkörper, und endlich ventrale, die die ventrale Muskulatur und das Bauchmark versorgen. Verbunden sind diese Stigmen durch einen lateralen Längsstamm. Als ursprünglich ist die geringe Anzahl von Queranastomosen (1—2) anzusehen.

Alle Insekentracheensysteme (vielleicht mit Ausnahme einiger Apterygota) lassen sich als Modifikationen eines solchen *Ephemeriden* ähnlichen Tracheensystems auffassen. Versuche, die Tracheensysteme der Insektenordnungen miteinander in Beziehung zu bringen, sind seit GRASSI, der nachweisen wollte, daß die Tracheensysteme aus ursprünglich getrennten Büscheltracheen durch Anastomosenbildung entstanden seien, von KENNEDY 1922 (Ableitung von *Odonata*) und LEHMANN (*Ephemeriden* als Grundtypus) unternommen worden, während schon früher die Flügeltracheen der verschiedenen Insektenordnungen homologisiert worden sind (CHAPMANN, COMSTOCK). KENNEDYS Ansicht, in den einfachen Verhältnissen der Abdominaltracheen der Odonaten den ursprünglichen Bauplan der Tracheen gefunden zu haben, ist unhaltbar, da das ursprüngliche Arthropodensegment Anhänge, Flügel und Extremitäten gehabt hat, somit mehr Äste als die Odonatenabdomensegmente. Die Verhältnisse des Odonatenabdomens müssen also schon sekundär vereinfacht sein. LEHMANN konstruierte einen Grundtypus, ähnlich dem *Ephemeriden*-Tracheensystem und homologisiert mit diesen die entsprechenden Äste der verschiedenen Insekentracheensysteme.

Im Zusammenhang mit den größeren Anforderungen, die durch die vielfach äußerst raschen Muskelbewegungen bei raschen Fliegen an die Leistungsfähigkeit des Tracheensystems gestellt werden, finden wir eine Entwicklung in der Richtung, eine bessere Ventilation und größere Kapazität des Röhrensystems zu erreichen. Solche Modifikationen sind: 1. die Anastomosen, 2. Luftsäcke, 3. Spaltungen und Neubildungen der Tracheen.

Es ist vor allem die Anastomosenbildung, die den Bauplänen der Tracheensysteme ein so verschiedenes Aussehen gibt. Die Längsanastomosen, die die Röhrensysteme der einzelnen Stigmen verbinden, fanden wir schon bei den *Ephemeriden*. Bei hochspezialisierten Formen beobachten wir eine riesige Verbreitung der Anastomosenbildungen nicht nur zwischen den großen Ventilationstracheen, sondern auch zwischen kleineren Ästen. Neben den lateralen Längsstämmen (*Perlidae*, *Odonata*, *Isoptera*, *Blattariae*, *Phasmidae*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* u. a.), die nach KENNEDY (1922) durch Verschmelzung von lateralen Ästen ent-

standen sein sollen, gibt es dorsale Längsstämme (*Odonata*, *Isoptera*, *Mallophaga*, *Blattariae*, *Phasmidae*, *Saltatoria*, *Rhynchota*), durch Ver-

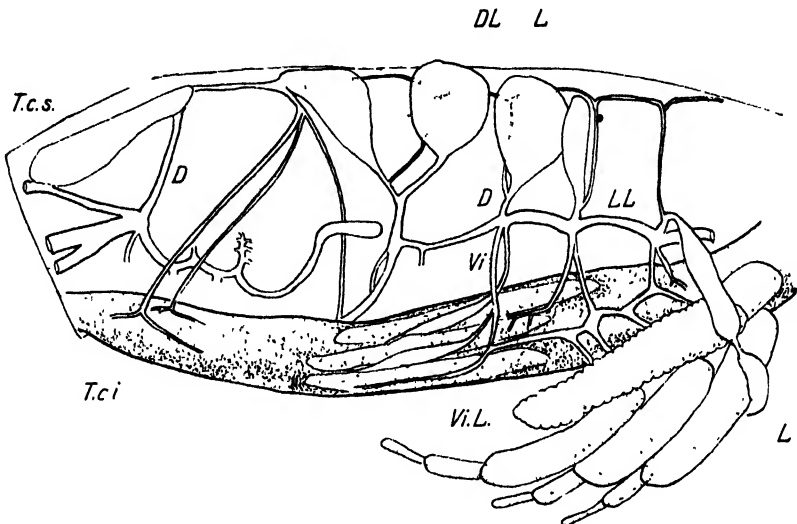


Abb. 7. Tracheensystem der Insekten. *Stenobrothus* sp. Thorax und erstes Abdominalsegment dorsomedian geöffnet, linke Seite entfernt. Darm ventrad verschoben. zur Demonstration der Längsstämme: DL dorsaler, LL lateraler, Vi.L. visceraler, ventraler durch den Darm verdeckt. D dorsaler, V ventraler, vi visceraler Ast, L Luftsack, am letzten sichtbaren Segment ist der Luftsack in natürlicher Lage, den Darm und die Gonaden übergreifend, T.c.s. Trachea cephalica superior, T.c.i. Trachea cephalica inferior.

bindung der dorsalen Äste, die das Rückengefäß begleiten, auch ventrale in der Gegend des Bauchmarks (*Isoptera*, *Blattariae*, *Phasmidae*, *Saltatoria*), schließlich viscereale (*Odonata*). Einige Beispiele illustrieren diese Angaben: Abb. 7, 8. Die Längsstämme, aber auch viele homotype Tracheen sind durch Queranastomosen verbunden, einzelne Äste desselben Stigmas anastomosieren untereinander. Es resultiert ein mehr oder weniger enges Netzwerk der Tracheenverbindungen, das Ventilation und Diffusion ganz bedeutend erleichtern. Auch kleine Tracheen anastomosieren und in sehr tracheenreichen Gebieten kann ein ungemein dichtes Anastomosennetz entstehen, das faktisch einem einzelnen Luftraum gleich kommt.

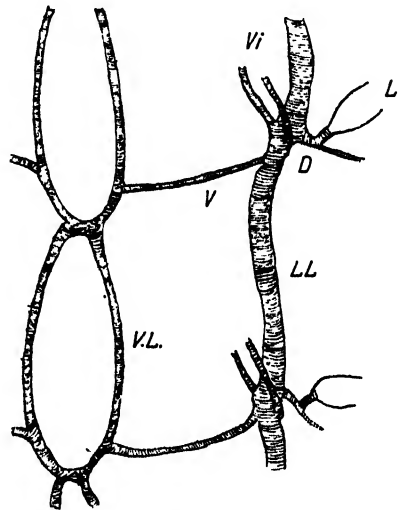


Abb. 8. *Stenobrothus* sp. Ventraler Längsstamm (V.L.) mit segmentaler Commissur. l.L., lateraler Längsstamm, D dorsaler, V ventraler, Vi visceraler Ast.

Eine weitere Modifikation der Tracheen sind die Luftsäcke (vgl. Abb. 7): die Tracheen verlieren ihre spirale Verdickung der Intima, nehmen daher eine unregelmäßige Gestalt an und können zu mächtigen Säcken erweitert werden. Sie stellen eine wesentliche Kapazitätsvergrößerung der Tracheen dar und finden sich bei guten Fliegern, aber auch bei Tieren, die mit Luftvorrat längere Zeit unter Wasser bleiben: *Muscida*, *Lepidoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera*.

Wo im ursprünglichen Tracheensystem nur ein einzelner Tracheenast vorkommt, findet man bei abgeleiteten Formen oft mehrere; wie weit solche Vermehrungen der Tracheen mit demselben Versorgungsgebiet auf Spaltungen oder Neubildungen zurückzuführen sind, ist nicht leicht zu unterscheiden: so findet man z. B. die Trachea cephalica superior aus zwei oder drei Stämmen bestehend (*Coleoptera*, *Hymenoptera* 2, bei *Lepidopteralarven* 3 usw.). Oder ein anderes Beispiel: zwei Visceraläste gehen vom gleichen Stigma an den Darm bei *Saltatoria*, ferner die doppelte Versorgung der Beine von zwei Stigmen aus. Die Zahl der hieher gehörigen Fälle ist sehr groß.

Neben diesen Vergrößerungen des Tracheensystems beobachten wir Reduktionen einzelner Äste, die sich nicht etwa nur bei Formen mit reduziertem, sondern auch bei solchen mit hochentwickeltem Tracheensystem finden. Interessant ist, daß es ganz bestimmte Äste sind, die in verschiedenen Gruppen immer wieder reduziert werden, z. B. die Visceraläste: *Ephemerida* 10 Visceraläste, *Oothecaria* und *Saltatoria* 7, *Phasmida*, *Isoptera*, *Mallophaga* 6.

Abgesehen von diesen Reduktionen einzelner Äste zeigen manche Formen Reduktionen des ganzen Tracheensystems; in der Regel handelt es sich um kleine Formen, vielfach im Zusammenhang mit ökologischen Veränderungen. Als Beispiel einer weitgehenden Reduktion seien die *Cocciden* angeführt.

Als reduzierte Tracheensysteme möchte ich auch die eigentümlich veränderten Verhältnisse der Apterygoten auffassen. Es sind durchwegs kleine Insekten, von denen ein Teil tracheenlos ist, während andere ein sehr tracheenarmes, auch in der Stigmenzahl reduziertes Tracheensystem zeigen, das viele Ähnlichkeiten mit den Pterygoten hat, wenn man von den *Collembolen* zunächst absieht. Das Tracheensystem der *Thysanuren* stimmt mit den Insektentracheen überein bei *Lepisma*, auch bei *Machilis*. *Japyx* soll vier thorakale Stigmen besitzen, für deren Auftreten man Verlagerungen annimmt (BÖRNER 1903). Das Tracheensystem der *Entotrophi* erinnert ebenfalls an das Tracheensystem der Pterygoten, ist aber stark reduziert. Sehr eigen-

tümlich ist das Tracheensystem der *Collembolen*. Die einfacheren arthropleonen Formen sind tracheenlos, mit Ausnahme einer aquatischen Form *Actaetes*, die noch mangelhaft bekannt ist, während die *Symphipleona* tracheat sind. Man sprach früher von einem Kopfstigma zwischen Kopf und Prothorax, es handelt sich jedoch, wie DAVIES (1927) gezeigt hat, um ein prothorakales Stigma, das einem anderen Insektenprothorakalstigma homolog sein könnte. Doch ist der Bauplan der Tracheen sehr eigenartig: an das Stigma schließt eine erweiterte Anfangstrachee, aus der drei Kopfstämme entspringen, ferner ein caudad gerichteter Dorsalast, ein Ast, der den Darm versorgt (vgl. Abb. 9), indem er ihn begleitet, zwei Äste, die sich ebenfalls im Abdomen aufzweigen und ein ventraler, der Äste an die zweite und dritte Extremität abgibt, endlich ein Ast zur ersten Extremität der gegenüberliegenden Seite, so

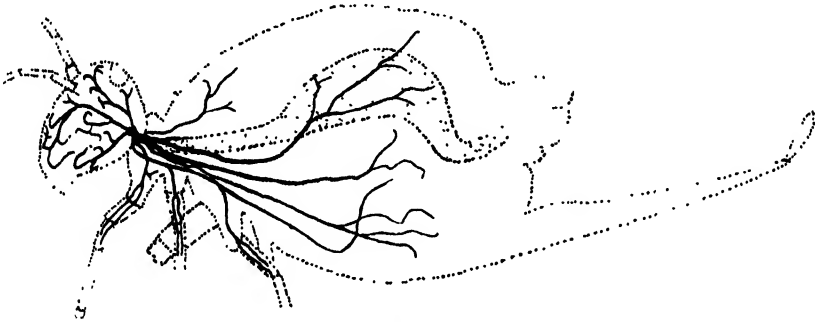


Abb. 9. Tracheensystem eines Kugelspringschwanzes nach DAVIES (1927).

eine Kreuzung der Tracheensysteme bildend. Keine Anastomosensbildung. Die Tracheen gehen in Kapillaren über, ohne daß Endzellen vorhanden sein sollen (DAVIES 1927). Dieser abweichende Bauplan des Tracheensystems und das Vorkommen in einer so spezialisierten Gruppe, wie die Kugelspringschwänze könnte zu der Meinung führen, es handle sich hier um ein nicht homologes Tracheensystem. Berücksichtigt man aber die Lage der Stigmen, ferner das Auswachsen der Tracheen zu den Organen stigmenloser Segmente, was sowohl bei den Pterygoten als auch bei Apterygoten bei reduzierten Formen vorkommt, so erscheint das Collembolentracheensystem auch nur als reduzierte Modifikation des Insektentracheensystems, das mit der Veränderung des Stoffwechsels bei den Kugelspringschwänzen wieder an Umfang zugenommen hat. Ich glaube, daß man nicht fehlgeht, alle Apterygotentracheensysteme als reduzierte Formen eines Pterygotentracheensystems aufzufassen, dessen Reduktion in der geringen

Größe der Tiere, die zum Teil durch die Haut atmen, begründet erscheint. Während bei den Apterygoten die Tracheensysteme infolge der verschiedenen Reduktionsstufen wie stets bei in Reduktion befindlichen Organen eine große Variabilität zeigen, erscheint das Tracheensystem der Pterygoten in Bauplan und Stigmenzahl fixiert. Es muß aber noch einmal darauf hingewiesen werden, daß Apterygoten nie ein irgendwie primitiveres Tracheensystem als die Pterygoten zeigen und das Apterygotentracheensystem keinesfalls als ursprünglich anzusehen ist.

Primitive Formen wie die Ephemeriden, höchst spezialisierte wie die Musciden oder reduzierte wie *Lepisma* zeigen denselben Bauplan des Tracheensystems, so daß man, berücksichtigt man noch die Verhältnisse der Stigmen, eine Anzahl von Argumenten besitzt, die Tracheen aller Insekten als homolog anzusehen.

Literatur.

- ALT, W., 1912: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 99, S. 379—407. BARLOW, W. F., 1855: Phil. Transact. Roy. soc. London. Bd. 45. BUGNION, E., 1921: Insecta. In: LANG-HESCHELER, Handb. d. Morphologie. Bd. 4. Jena. BURMEISTER, H., 1832: Handb. d. Entomologie. Berlin. *DAVIES, M., 1927: Tracheae of Collembola. Quart. J. micr. soc. Bd. 71, S. 17. *DEGEENER, P., 1913: Tracheen. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entw. Bd. 1, S. 316—379. GRYSE, J. J., 1926: Transact. roy. soc. lass (V). Bd. 20, S. 483. HANDLIRSCH, A., 1919: Phylogenie. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entw. Bd. 3, S. 307. Ders., 1919: Systematik. Ebenda. Bd. 3, S. 377. Ders., 1929: Insecta. In: KÜENTHAL, Handb. d. Zool. Bd. 4, S. 467. HEINER, H., 1915: Jen. Zeitschr. Bd. 53. BERLESE, A., 1909: Gli Insetti, Milano. HOLMGREN, 1896: Festschr. LILLJEBORG. S. 79—96. Upsala. Ders., 1896: Anat. Anz. Bd. 11. KENNEDY, 1922: Ohio J. Science. Bd. 32, S. 84. KROGH, A., 1917: Vidensk. Medd. Nat. Foren. Kopenhagen. Bd. 68. *LEHMANN, F. E., 1925: Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Carausius morosus* Br. Bd. 4. LUBBOCK, J., 1860: Transact. Linnean Soc. London. Bd. 45. McLEOD, 1880: La structure des trachées et la circulation peritrachéenne. Bruxelles. MEYER, H., 1848: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1. NIETSCHE, V., 1904: Mitt. nat. Ver. Steiermark. Jahrg. 104, Heft 41. OUDEMANN, J., 1887: Beiträge zur Kenntnis des Thysanuren und Collembolen. Amsterdam. PALMEN, J. A., 1877: Zur Morphologie des Tracheensystems. PRELL, H., 1911: Zool. Anz. Bd. 36, S. 85. REBEL, H., 1899: Zool. Jahrb. Systematik. Bd. 12, S. 1. RIEDE, 1912: Ebenda. Bd. 32. *WAHL, B., 1900: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 12. SULC, K., 1912: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 99, S. 147. STRAUSS-DÜRKHEIM, H., 1882: Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris.

Scorpiones, Pedipalpi, Araneae.

Bei diesen drei Ordnungen der Arachnoiden befinden sich die Stigmen ventral am Abdomen. Die Skorpione besitzen vier Stigmen,

auf den Abdominalsegmenten IV—VII; das erste Abdominalsegment ist nur während der Embryonalperiode deutlich zu unterscheiden und verkümmert dann, das zweite trägt die Genitalöffnung, das dritte die Kämme (Pectines) und vom vierten bis zum siebenten findet man die Respirationsorgane. Dagegen liegen die Stigmen der ganz gleich gebauten Fächertracheen der Pedipalpen auf den Abdominalsegmenten zwei und drei, bzw. nur auf zwei; die Genitalöffnung liegt zwischen diesen beiden Segmenten: wir konstatieren ganz dieselben Lageverhältnisse wie bei den Araneiden, an deren ungegliedertem Abdomen die Stigmen tragenden Segmente 2 und 3 (4) denen der Pedipalpen entsprechen. Ursprünglich liegen die Stigmenpaare der Araneiden dicht hintereinander (*Avicularidae*, *Dysteridae*, *Caponidae*); durch übermäßige Dehnung des dritten Segmentes werden die Stigmen dieses Segmentes bis an das Hinterende des Körpers verlagert. Sowohl die Embryologie (PURCELL 1909, KAUTSCH 1919) beweist diese Verlagerung als auch die vergleichende Morphologie (LAMY 1902), indem einzelne Entwicklungsstufen dieser Wanderung des Stigmas innerhalb einer Gruppe gefunden werden. Die Stigmen der *Araneae*, mögen sie getrennt oder die vorderen mit der Epigastralspalte verschmolzen sein, mögen sie dicht hintereinander liegen oder das hintere Paar vor den Spinndrüsen gelegen sein, können als homolog betrachtet werden. Man sieht, daß kein Stigma, bzw. keine Fächertrachee der *Pedipalpi* und *Araneae* einem Stigma der *Scorpiones* direkt homolog ist. Man kann daher nicht von einer speziellen Homologie sprechen, wohl aber weist die vollkommen entsprechende Lage, die völlige Gleichheit des Baues, sowie die Embryologie auf eine allgemeine Homologie im Sinne JACOBSHAGENS (1925).

Es erscheint zweckmäßig, mit den Araneiden zu beginnen und auf die zwei anderen Ordnungen bei der Besprechung der Fächertracheen einzugehen. Die Stigmen der *Araneae* führen morphologisch und physiologisch recht verschieden gebaute Respirationsorgane: in lokalisierte Organe wie die Fächertracheen (die sogenannten Lungen) und in den Büscheltracheen, oder in herumschweifende Respirationsorgane, die Röhrentracheen. Vollkommene Gleichheit der Lage dieser verschiedenen Typen der Respirationssysteme ist von Bedeutung für die Frage ihrer Homologie. An die beiden Stigmenpaare schließen nämlich bei den Aviculariiden zwei Paar von Fächertracheen an, von denen das hintere Paar bei den meisten Spinnen außer bei den *Atypidae*, *Aviculariidae*, *Hypochilidae* in Röhrentracheen führt, die dann sekundär auch reduziert sein können, z. B. *Pholcidae*. Auch das vordere Paar kann in ein Tracheensystem führen: *Capo-*

nidae, einige *Leptonetidae* (PAGE 1912—13), *Telema tennela* SIM., *Apneumonelle occulta* PAGE. Den Stigmen, die stets die gleiche Lage haben, gehören in den verschiedenen Gruppen sowohl Fächertracheen als auch echte Tracheen an, und zwar gilt das für das vordere und hintere Stigma; ebenso können die Tracheen Röhrentracheen oder Büscheltracheen sein. Als Büscheltrachee ist das vordere Paar bei den *Caponidae* ausgebildet, während es bei *Telema tennela* SIM. eine umherschweifende Röhrentrachee darstellt. Das zweite Paar finden wir, wenn es als Trachee entwickelt sind, meist als Röhrentrachee ausgebildet. Wenn vergleichend morphologisch die Homologie zweier Organe nach der Gleichheit der Lage definiert wird, so kann in diesem Falle — Fächertrachee — Büscheltrachee — Röhrentrachee — an einer Homologie nicht gezweifelt werden, so weit nicht fremdes Bildungsmaterial in die Organentwicklung mit einbezogen wird.

Die einzelnen Respirationstypen müssen nun besprochen werden, ich beginne mit den Fächertracheen. Diese finden wir, wie ich eingangs schon erwähnt habe, in den drei Ordnungen *Scorpiones*, *Pedipalpi*, *Araneae*. In allen diesen drei Ordnungen sind die Fächertracheen nach demselben Schema gebaut, wie aus den Arbeiten von BERTKAU 1872, BÖRNER 1904, BLANCHARD 1849, PAGE 1912—15, HANSEN und SØRENSEN 1903, KÄSTNER 1928 und PURCEL 1895 hervorgeht. Als Beispiel einer Fächertrachee werde ich die von *Aranea didema* L. kurz beschreiben, wobei ich mich an die Darstellung von KÄSTNER (1928) halte.

Die Stigmen sind die Seitenteile der Epigastralspalte, deren Mittelteil die Geschlechtsöffnung darstellt. Diese Spalte ist die Öffnung einer senkrechten Falte, die in das Innere des Körpers eingestülpt ist; man bezeichnet sie als Vorhof; ihre Seitenteile, Atemvorhöfe genannt, erstrecken sich lateral über die Stigmenöffnung und in diese Atemvorhöfe münden die Atemtaschen; medial findet sich eine paarige Ausstülpung des Vorhofes, die Entapophysen darstellen. Die Vorderwand dieses Atemvorhofes wird von den Mündungen der Sacculi (Atemtaschen), die etwa parallel zur Ventralwand des Tieres verlaufen, «ofenrostartig» durchbrochen. Die Sacculi, bei trächtigen Weibchen oft mehr als hundert an der Zahl, sind dreieckige, flache chitinöse Säckchen von je nach der Lage wechselnder Länge, die von Bluträumen umgeben sind, die wieder mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Diese zahlreichen flachen Chitintaschen bilden mit dem Vorhof zusammen die Fächertrachee. Es handelt sich also um einen Vorraum, von dem aus flache Säckchen in das Innere des Körpers gehen, nicht

um eine **große** Atemhöhle, in der von der Vorderwand blutgefüllte **Lamellen**, »Lungenblätter«, in den Atemraum hineinragen (PERTEAUX 1889, MAC LEOD 1884, HALLER 1912, LANKESTER 1895 u. a.), während tatsächlich nur blutgefüllte Zwischenräume zwischen den Sacculi vorhanden sind. Dagegen geht aus einer gründlichen Lektüre der *Limulus*-Arbeit VERSLUYS (1922) klar hervor, daß VERSLUYS die richtige Vorstellung hatte, wenn er auch aus Tradition den Namen »Lungenblätter« beibehält. Der Vorwurf KÄSTNERS erscheint daher unbegründet, ebenso geht aus der Arbeit hervor, daß sie nicht auf eine einseitige Berücksichtigung der HALLERSchen fehlerhaften Arbeit gegründet ist, da ohne weiteres zu ersehen ist, daß VERSLUYS auch die anderen Arbeiten wie die von SCHNEIDER 1891, BERTKAU 1872 und PURCELL 1909 genau kannte.

Die Hinter- und Vorderwand des Vorhofes, ebenso die ventralen Wände der Sacculi sind mit Chitinstiftchen (sogenannten Stacheln) besetzt, die sich dort, wo sie in den Atemvorhof ragen, verästeln und mit Zweigen benachbarter Säulchen guirlandenförmig verbinden, so daß eine zweite chitinige Netzwand über der eigentlichen Chitinintima entsteht. Die Bedeutung dieser Säulchen soll unter anderem darin bestehen, das Kollabieren des Lumens von Vorhof und Atemtaschen zu verhindern (ähnliche Chitinstiftchen findet man bei den Pseudoskorpionen, aber auch bei manchen Insekten, worauf schon LAMY hingewiesen hat).

Noch ein Wort über die Muskeln in der Umgebung der Fächertracheen. Obwohl einige Muskeln an der Vorhofwand ansetzen und eine große Anzahl von Muskeln in der Nähe der Fächertracheen verlaufen, kommt ihnen nach KÄSTNER (1928) mit Ausnahme der Stigmenöffnung keine besondere Bedeutung für die Atmung zu. Vergleichend morphologisch läßt sich zeigen, daß die Lage der Fächertracheen in der Muskulatur nur eine topographische Beziehung ist.

Während Fächertracheen also bei den *Scorpiones*, *Pedipalpi* und *Araneae* vorkommen, haben von diesen drei Gruppen nur die *Araneae* auch Röhrentracheen entwickelt, weshalb sich das im folgenden Gesagte nur auf diese Gruppe bezieht.

Recht mannigfaltig sind die Röhrentracheen ausgebildet, oft findet man innerhalb einer Familie verschiedene Modifikationen. Funktionell physiologisch kann man zwischen lokalisierten und umher-schweifenden Tracheensystemen unterscheiden, zwischen denen sich aber die verschiedensten Übergänge finden. Lokalisierte Tracheen sind die Siebtracheen des ersten Stigmenpaares (z. B. *Caponia*, *Nops*)

oder die kurzen Röhrentracheen, wie sie bei den meisten Spinnen an die Stigmen des zweiten Paares ansetzen, z. B. *Filistata*, *Araneae*, *Degenaria* und viele andere.

Umherschweifende Tracheensysteme bestehen aus einem mehr oder minder großen Ventilationsraum (Vorhof) oder aus einer großen Ventilationstrachee (Tracheenstamm) und abzweigenden kleinkalibrigen Diffusionstracheen, deren Zahl sehr verschieden sein kann; an deren Stelle finden sich bei andern Formen auch unverzweigte weitlumigere Tracheen. Bei Araneiden kommen neben den unverzweigten Tracheen, die sich vielfach in Bündeln aneinander legen, baumförmig verästelte Tracheen vor. Einige Beispiele sollen als Typen der verschiedenen Entwicklungsrichtungen gebracht werden, wobei nochmals darauf hingewiesen sei, daß vielfach Zwischenformen bekannt sind.

Lokalisierte Tracheen:

A. Die Büschel-, besser Siebtracheen der Caponiden, deren Untersuchung von BERTKAU durchgeführt wurde, bestehen aus einem Vorhof, in den an Stelle der Sacculi eine große Anzahl kürzerer kleinkalibriger Tracheenbündel einmündet.

B. Kurze Röhrentracheen. Dieser Typus ist eine kurzröhrige Modifikation des Tracheensystems der hintern Stigmen, die sich bei den meisten Spinnen findet und durch das Vorhandensein zweier medialer und zweier lateraler Röhren charakterisiert ist, die aus einem medianen Vorhof gemeinsam entspringen. Vergleichend morphologisch sollen nach der einen Ansicht die mittleren beiden Röhren den Entapophysen am Vorhof der Fächertracheen entsprechen, wie vergleichend anatomisch KÄSTNER (1928) und embryologisch PURCEL (1909) und KAUTZSCH (1919) gezeigt haben, während die seitlichen Röhren den Atemvorhöfen homolog sind.

Dieser Vierröhrentypus findet sich bei allen den Spinnen, bei denen das zweite Stigmenpaar durch die Streckung des dritten Abdominalsegmentes vor die Spinnwarzen verlagert ist. Vielfach ist dieser Vierröhrentypus als umherschweifendes Organ ausgebildet und zeigt verschiedenartige Veränderungen, die vergleichend morphologisch untergeordnete Bedeutung haben. Die medianen Stämme können an der Basis vereinigt sein (*Theridiidae*, einige *Argiopidae*), oder ein medianer und ein lateraler Stamm sind an der Basis vereinigt, so daß jederseits ein kurzer gemeinsamer Stamm entsteht. Schließlich können die vier Stämme getrennt am Vorhof entspringen.

Die lokalisierten Röhrentracheen sind mit den umherschweifenden Röhrentracheen durch alle möglichen Übergänge ver-

bunden. Bei den gut ausgebildeten Tracheen dieser Gruppe kann man zwei Typen unterscheiden, die PURCEL *Attus*- und *Agelena*-Typus genannt hat.

Der *Attus*-Typus ist gekennzeichnet durch die baumartige Verästelung der Tracheen, die von Stämmen ausgehen, die vielfach eine spirale Verdickung zeigen, und durch das Eindringen der Tracheen in den Cephalothorax. Hierher gehören unter anderen Formen der *Uloboridae*, *Brodidomidae*, *Zodariidae*, *Clubonidae*, *Attidae*.

Im Gegensatz zu dem eben besprochenen besitzen die Formen des *Agelena*-Typus Tracheen, denen die Verzweigungen fehlen und die nur aus vier langen Stämmen bestehen. Vertreter dieses Typus findet man unter den *Agelenidae*, *Clubionidae*, *Drassidae*, *Argiopidae*, *Lycosidae*, *Theridiidae* usw.

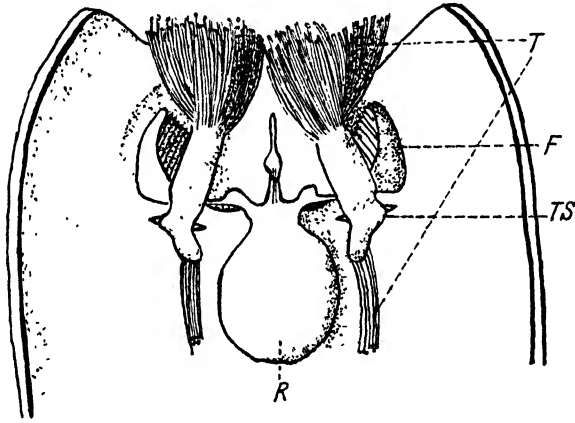


Abb. 10. Respirationsorgane einer Dysderide. *Harpactocrates rubicundus* nach KASTNER 1928, Abb. 39. *F* Fächertrachee, *TS* Tracheenstamm, *T* Tracheencapillaren.

Sehr interessant vom vergleichend morphologischen Standpunkt aus ist das Tracheensystem der *Dysderidae*, deren zweites Stigmenpaar nicht verlagert ist, wie bei den eben behandelten Formen. Bei *Dysdera* entspricht das Tracheensystem vergleichend anatomisch den Atemvorhöfen der Fächertracheen, während daneben die Entapophysen vorhanden sind. Das Stigma führt in einen Ventilationsraum, der sich aus einem vorderen und aus einem hinteren Hauptstamm zusammensetzt. Der vordere Stamm verläuft gegen den Cephalothorax zu, endigt aber vor dem Eintritt in diesen. An der Endfläche des Tracheenstammes entspringt ein großes Büschel englumiger Tracheen, das sich mit dem der anderen Seite vereinigt, durch den Stiel in die Kopfbrust zieht und sich hier erst aufteilt. Der Hinterstamm ist viel kürzer, flach gedrückt, von seinen Seiten und den Hinterflächen entspringen ebenfalls zahlreiche kleinkalibrige Tracheen, die die Organe des Hinterleibes versorgen (Abb. 10).

Ähnlich dem Tracheensystem der *Dysderidae* ist das des hinteren Stigmas der *Caponidae*, das aber zwei vordere Hauptstämme besitzt.

Der Aufbau der Wände der Tracheen zeigt verschiedene Eigentümlichkeiten: eine deutliche Hypodermis mit elliptischen Kernen umhüllt die Tracheen, deren chitinige Cuticula zahlreiche Stifte trägt, die einfach sein können oder an ihrer Spitze flachgedrückte, auf die Stifte senkrechte Äste abgeben, die sich bei den Anheftungsstellen beträchtlich erweitern. So entsteht bei manchen Formen z. B. *Dysdera* und vielen anderen eine von vielen Löchern durchbrochene Wand über der eigentlichen chitinen Intima. Auch hier nimmt man an, daß die Funktion dieses Chitingebildes in einem Verhindern des Kollabierens besteht. Eine weitere Differenzierung der chitinen Intima ist die Spiralverdickung, die sich auch bei manchen Spinnentracheen findet, z. B. *Uloboridae*, *Dysderidae* u. a.

Zusammenfassend konstatieren wir eine große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Tracheensysteme der verschiedenen Entwicklungsrichtungen, wodurch es schwer wird, allgemeine morphologische Merkmale aufzuzeigen. Das einzige durchwegs zutreffende Merkmal ist die abdominale ventrale Lage der Stigmen und der durchaus unsegmentale Bauplan des Tracheensystems. Dieser Mannigfaltigkeit der Atmungsorgane der *Araneae* stehen die uniformen Respirationsorgane der *Pedipalpi* und *Scorpiones* gegenüber, die Fächertracheen, die auch bei den *Araneae* vorkommen.

Literatur.

BERTEAUX, 1889: Le poumon des Arachnides. La cellule. Bd. 5, S. 253 bis 317. BERTRAU, PH., 1872: Arch. Naturgesch. Jahrg. 38, S. 208—223. BLANCHARD, E., 1849: Ann. Sci. nat. Zool. (3). Bd. 12, S. 317—351. BÖRNER, 1904: Zoologica. Bd. 17, Heft 42. BUISSON, F., 1925: Acad. roy. Belg. Bull. de la Classe de Sci. Ser. 5. *DEMOLL, R. und VERSLUYS, 1922: Erg. Fortschr. d. Zool. Bd. 5, S. 68—388. GEBHARDT, 1923: Araneina. Biol. Tiere Deutschland. Teil 20. FAGE, L., 1912—1913: Arch. Zool. experim. Bd. 5, S. 10. HALLE, B., 1912: Arch. mikrosk. Anatomie. Bd. 79, Abt. 1. *KÄSTNER, A., 1928: Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 13, S. 463. KAUSCH, G., 1919: Zool. Jahrb. Bd. 28, S. 30. LAMY, ED., 1902: Ann. Sci. Nat. Zool. (8). Bd. 15, S. 149—273. LEUCKART, A., 1849: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1. MACLEOD, J., 1884: Arch. de Biol. Bd. 5. PURCELL, W. F., 1909: Quart. J. microsc. Sci. N. S. 54. SCHNEIDER, A., 1892: Tablettes Zool. Poitiers 2. *VERSLUYS, J., 1922: Siehe unter DEMOLL.

Opiliones.

Einen einheitlichen, von den übrigen Arachnoiden verschiedenen Bau zeigt das Tracheensystem der Opilioniden. Die Stigmen befinden sich auf dem Genitalsegment, also auf dem zweiten Sternit, und zwar

auf dessen Seitenteilen; die Stigmen liegen demnach hier auf demselben Segment wie die vorderen Stigmen der *Araneae*; sie liegen ebenfalls ventral, doch sind sie stets von der Genitalspalte getrennt. Ihre Lage ist etwas verschieden: meist versteckt in der tiefen Furche an der Hinterwand der vierten Coxe (*Trogulidae*, *Nematostomidae*, *Phalangidae*) vgl. Abb. 11 oder frei an der Ventralseite des Abdomens liegend (*Ischyropsalidae*). Im Zusammenhang mit dem rudimentären Blutgefäßsystem findet man ein reich verzweigtes Tracheensystem, das

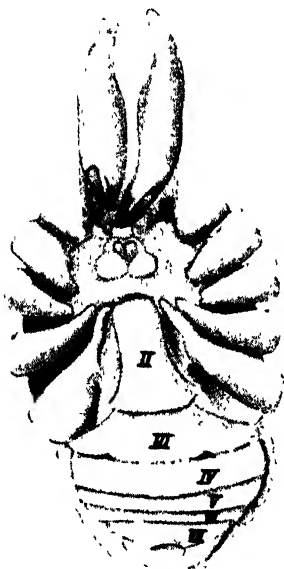


Abb. 11.

Abb. 11. *Phalangium cornutum*. Freihandzeichnung, Stigmen in der Falte zwischen Seitenteil des zweiten Sternites und der vierten Coxe versteckt. Um das Stigma zu zeigen, ist das rechte vierte Bein nach vorne gezogen.

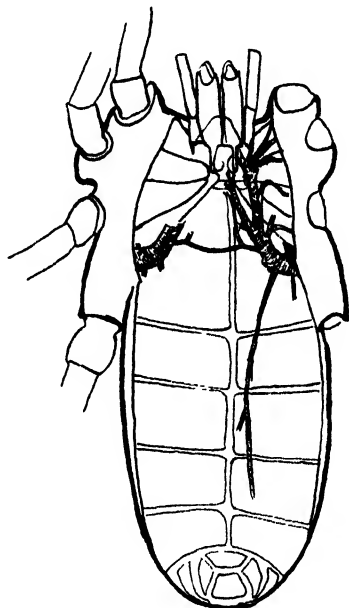


Abb. 12.

Abb. 12. *Trogulus tricarinatus*. Kalilaugemaceration, Rückendecke abgetragen, der linke Tracheenstamm kurz vor dem Stigma entfernt. Anastomose.

wegen seiner Lebenswichtigkeit keine großen Veränderungen zeigt. Charakteristisch ist ein vom Stigma cephalad verlaufender großer Stamm, der dorsal der Gelenkgruben der Coxen liegt und nach vorne zu allmählich an Lumen abnimmt, da er eine große Anzahl von Ästen abgibt, die sich verzweigen. An jede Extremität gehen ein oder zwei Tracheen, weiter vorn versorgt median ein starker Ast cephalad mit Zweigen das Schlundganglion und die Oralgegend. Dieser Ast oder ein zweiter caudad von diesem entspringender Ast versorgt das Oberschlundganglion, an dem sich Tracheen sehr reich aufzweigen. Das Abdomen wird von einer größeren Anzahl von Ästen versorgt, die dorsal nahe

dem Stigma vom Tracheenhauptstamm abzweigen. Commissuren zwischen den beiderseitigen Tracheenstämmen kommen vor (TREVIRANUS und TULK), obwohl sie wiederholt bestritten wurden. Ich habe eine Querverbindung der Stämme bei *Trogolus*, dessen Tracheensystem ich untersuchte, gefunden, vgl. Abb. 12. Von Interesse ist die Fest-

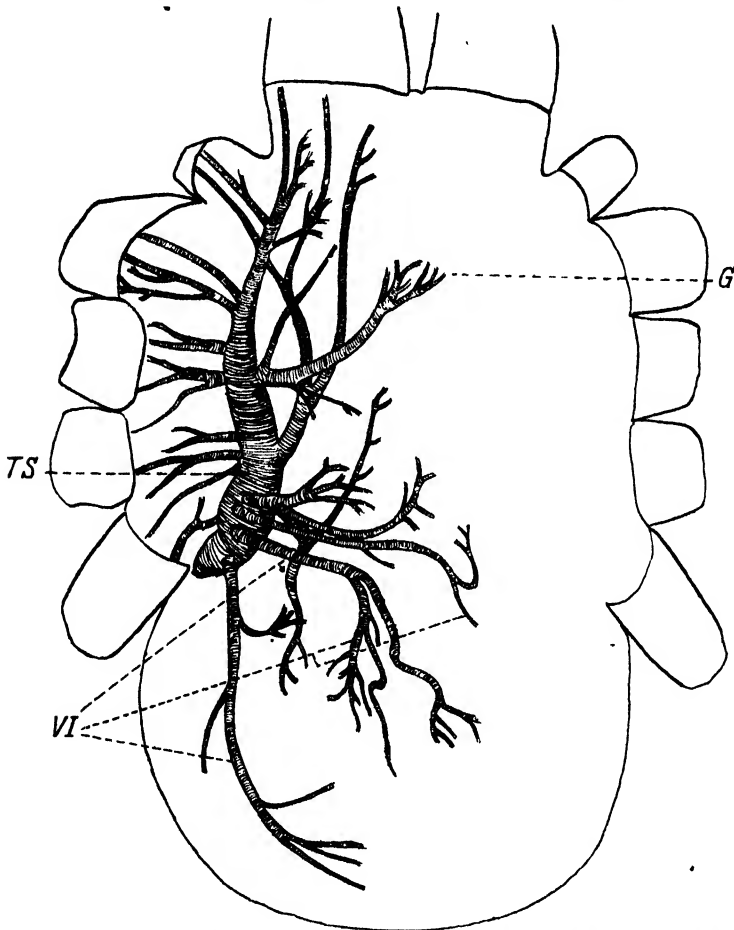


Abb. 13. *Phalangium cornutum*. Kallaugemaceration. Tracheensystem: *Ts* Tracheenstamm, *G* Ganglienast, *Vi* Visceraläste.

stellung, daß das Tracheensystem der Opilioniden sehr uniform und konstant ist, im Gegensatz zu dem der Spinnen. Die für primitiv gehaltenen Troguliden zeigen das gleiche Verhalten wie etwa ein *Phalangium*, wie man aus einem Vergleich der Abb. 12 und 13 ersieht.

Von einigem theoretischen Interesse ist das Vorkommen von accessorigen Stigmen an dem Tibien der Beine der Phalangiden (HANSEN). Die Entstehung dieses Stigmas vollzieht sich von innen nach außen

und erfolgt postembryonal nach der Anlage des Tracheensystems. Der Fall zeigt, daß ein sekundärer Durchbruch eines Stigmas möglich ist, ist aber das einzige bekannt gewordene derartige Vorkommen. Es ist festzuhalten, daß dabei die Stigmen zu ganz verschiedenen Zeiten in Erscheinung treten, was bei den Fällen, wo die Lage eines thorakalen Stigmendurchbruches per analogiam zu erklären verursacht wird, nicht zutrifft.

Die Tracheen besitzen eine starke Spiralverdickung der Intima, sonst ist eine Insektenähnlichkeit der Tracheen nur bei sehr oberflächlicher Betrachtung zu bemerken. Der Bauplan ist vollkommen verschieden, aber auch die Art der Verzweigung der Tracheen und deren Endigung ist anders.

Wenig Ähnlichkeit hat das Opilionentracheensystem auch mit den Tracheen der *Araneae*, doch entspricht die Lage des Stigmas und zum Teil auch der Bau der Tracheen den Verhältnissen der *Araneae*. Von einer Homologie könnte man aber erst sprechen, wenn die Embryologie eine ähnliche Art der Anlage (Beziehungen zu den abdominalen Extremitätenrudimenten) nachweisen würde.

Literatur-

HANSEN, J. H. und SØRENSEN, W., 1904: On two orders of Arachnida. Cambridge. LOMANN, J. C., 1896: Secondary spiracles of Opilionida. Zool. Anz. Bd. 19, S. 221. Ders., 1902: Zool. Jahrb. Suppl. 6. KÄSTNER, A., 1926: Opiliones. In: Biol. Tiere Deutschlands. Teil 19. *MÜLLER, A., 1924: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 45, S. 445. TULK, A., 1843: Upon the anatomy of Phalangium opilio. Ann. mag. Nat. hist. Bd. 12.

Pseudoscorpiones.

Bei dieser Arachnidengruppe finden sich Respirationsorgane, die auf Grund einer ähnlichen Lage der Stigma vielfach als homolog mit denen der *Aranidae* angesehen werden. Auch Ähnlichkeiten des Baues der Tracheen scheinen für diese Auffassung zu sprechen. Die paarigen Stigmen liegen ventral am Hinterleib hinter dem dritten und vierten Sternit, also dem dritten und vierten Abdominalsegment zugehörig, während die Stigmen am ungegliederten Araneidenabdomen dem zweiten und dritten Abdominalsegment zugerechnet werden.

Die schlitzförmigen Stigmen führen in Tracheenstämme, die zunächst median gerichtet sind; der vordere Tracheenstamm biegt dann kopfwärts, der des hinteren Stigmas dagegen caudad. Lateral vom Stigma verläuft ein gerader, konischer Fortsatz, der mit einem rudimentären Tracheenstamm verglichen wird. Die Tracheenstämme sind weitlumige Röhren, von denen die vordere in den Cephalothorax eintritt und etwa in einer Linie mit dem dritten oder vierten Paar der

Coxalglieder endet, während die hintere viel kürzer ist und bald mit einer Erweiterung schließt. Die Röhren, funktionell als Ventilations-tracheen anzusprechen, sind nicht zylindrisch, da sie an der Außenseite eingebaucht sind, wodurch eine Längsrinne entsteht, so daß ein nierenförmiger Einschnitt des Tracheenstammes resultiert. Am Grunde dieser Rinne setzten Muskelbündel an, die andererseits am caudalen Ende der Stigmalplatte ansetzen; da nun die Wände der Rinne durch das Fehlen der Cuticularverdickung beweglich sind, kann durch Kontraktion dieser Muskel das Volumen der Trachee vergrößert werden (CRONEBERG 1888, KÄSTNER 1927, STCHELKANOVZEFF 1901). Es handelt sich um einen Ventilationsvorgang durch Dilatatoren, wie er analog bei Diplopoden und manchen Acariden vorkommt, wiederum ein hübsches Beispiel für die Convergenz in der Tracheenentwicklung.

Das Ende des vorderen Tracheenstammes ist in dorsoventraler Richtung erweitert und nach innen gebogen, das obere und untere Ende des Sackes ist etwas caudad gekrümmt, wodurch eine pilzhutartige Gestalt entsteht. Aus dieser Endkammer entspringt eine große Anzahl von kleinkalibrigen Tracheen, Siebplatten in der Wand des Tracheenstammes bildend. Diese Tracheen sind ganz so gebaut wie die englumigen Tracheen der *Araneae*, aber auch der *Diplopoda* und *Acari*; wieder muß ich auf convergente Bildungen hinweisen! Diese Tracheen verteilen sich so im Körper, daß ein Teil der Tracheen als Bündel cephalad verläuft, das ähnliche parallele Bündel in die Extremitäten abgibt, wobei das vorderste, das die Maxillarpalpen versorgt, das größte ist. Ein großer Teil der Tracheen, die vom innern Ende des Hauptstammes entspringen, ziehen zum Brustganglion.

Der hintere Tracheenstamm ist bedeutend kürzer und hat einen caudoventralen Verlauf und endet ebenfalls mit einer Endkammer, die in zwei Lappen geteilt ist. Die Tracheen vom Hinterlappen breiten sich an die Organe des Abdomens aus, während das Genitalorgan von einem Tracheenbündel versorgt wird, das aus dem kleineren Vorderteil der Kammer entspringt.

Abweichend von den übrigen Arachnidentracheen ist die Ausbildung der Wände des Tracheenstammes: die chitinige Intima bildet sehr regelmäßige Falten, die um den Stamm herumgehen und nur an der Stelle der Rinne abplatteten. Diese Falten treten auch auf der Außenseite des Stammes hervor, so daß eine wellblechartige Struktur entsteht; dagegen kann von einer Spiralverdickung nach STCHELKANOVZEFF 1901 nicht die Rede sein, während viele andere Versucher (CRONEBERG u. a.) eine Spiralverdickung zu beobachten glaubten.

Interessant ist das Auftreten von Säulchen der chitinen Intima, die in das Innere des Tracheenlumens hineinragen und miteinander anastomosieren; an der Stelle, wo sich der Tracheenstamm erweitert und besonders dort, wo die Tracheen einmünden, bilden solche Chitinsäulchen ein dichtes Filzwerk. Besondere Bedeutung für die Frage der Homologie kann diesen Bildungen nicht beigemessen werden, da ähnliche Stacheln nicht nur bei den *Araneae*, sondern in analoger Weise auch bei Insekten gefunden wurden, also in ganz verschiedenen Tracheenbildungen vorkommen können.

Embryonal zeigen die Respirationsorgane der Spinnen und Skorpione Beziehungen zu den opistosomalen Extremitätenanlagen; bei den *Pseudoscorpiones* ist meines Wissens darüber nichts bekannt, obwohl Embryonen Extremitätenanlagen am Abdomen besitzen, die bald wieder verschwinden, weshalb schon REUTER (1909) die Möglichkeit zugesteht, daß von diesem Bildungsmaterial, wie bei den Skorpionen und Spinnen, zur Entstehung der Respirationsorgane geliefert wird.

Fassen wir unsere vergleichend morphologischen Betrachtungen der Pseudoskorpionentracheen zusammen, so fanden wir als charakteristisch die Lage der Stigmen ventral am Abdomen, die gegenüber den *Araneae* um ein Segment nach hinten verschoben erscheint, ferner den »tracheentaschenähnlichen Bau« der Tracheenstämme, die Versorgung des Organs durch kleinkalibrige Tracheen, die sich zu Bündel aneinander legen, schließlich das Auftreten von Muskelansätzen an den Tracheenstämmen.

Literatur.

- BERTKAU, PH., 1877: Verh. d. Naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlandes. Bonn. BERNARD, H. M., 1893: Journ. of Linnean Soc. Bd. 21, S. 421. CRONEBERG, A., 1888: Bull. Soc. imp. d. Naturalistes d. Moscou. Bd. 2, S. 444. *KÄSTNER, A., 1927: Biol. Tiere Deutschland. Teil 18, S. 36/37. MENGE, A., 1855: Neueste Schriften d. Nat. Ges. Danzig. Bd. 5, S. 2. STCHELKANOVZEFF, J. P., 1901: Zool. Anz. Bd. 25, S. 126.

Solipugae.

Sehr interessant ist das Tracheensystem der Solpugiden, das durch seine Ähnlichkeit mit den Insektentracheen und durch das Vorhandensein eines prosomalen Tracheenpaares wiederholt die Aufmerksamkeit phylogenetisch arbeitender Forscher erregt hat.

Dieses Tracheensystem steht durch folgende Stigmen mit der Außenwelt in Verbindung: Stigma I liegt hinter den Coxen des zweiten Beinpaares auf dem vierten Segment, also prosomal, ein bei Spinnen einzigartiges Vorkommen. Sigma II findet sich ventral am 2. Abdominal-

segment nahe der Mittellinie; noch mehr der Mediane genähert ist Stigma III auf dem dritten Abdominalsegment. Ganz median liegt bei manchen Galeodiden ein unpaares Stigma am vierten Abdominalsegment. BERNARD (1894) suchte die von vorn nach rückwärts mehr mediane Lage durch die Annahme verständlich zu machen, daß die Stigmen auf der Hinterfläche von Coxen abdominaler Extremitäten gelegen seien. Stellt man sich vor, diese abdominalen Extremitäten seien nach hinten zusammengelegt worden, so erklärt dies die Stigmenlage. Dieser Erklärungsversuch gewinnt aber erst Wahrscheinlichkeit, wenn die Stigmenanlagen auf den von HEYMONS (1905) embryonal nachgewiesenen Abdominalbeinen festgestellt würden.

Die Stigmen führen in ein Tracheensystem, das sich durch die die Stigmen verbindenden Längsstämme und das Vorhandensein anastomosierender Tracheen von den übrigen Arachnoidentracheen unterscheidet.

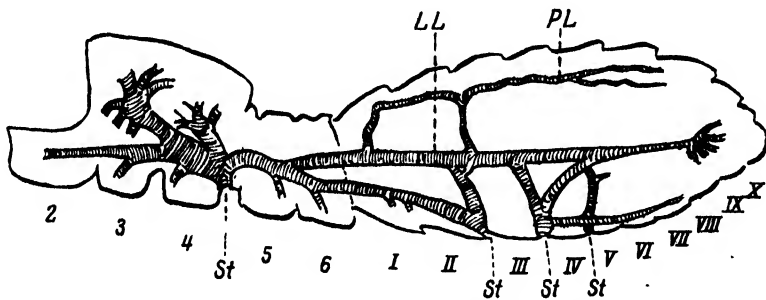


Abb. 14. *Galeodes* sp. nach BERNARD (1898), pl. 30. fig. 13. Tracheensystem der Pedipalpen: drei Stigmenpaare, ein viertes unpaares am Abdomen. P.L. pericardialer, L.L. lateraler Längsstamm.

Da mir kein Material vorgelegen hat, muß ich mich an die Arbeit von BERNARD (1894) halten. Vom dorsalen Stigma gehen vier große Tracheenäste ab (vgl. Abb. 14), von denen einer cephalad streicht und an das erste und zweite Bein je eine Trachee abgibt, ferner zwei dorsal verlaufende Äste, die u. a. die Chelicerenmuskulatur versorgen. Ein anderer Ast verläuft nach hinten und teilt sich, bevor er in die abdominalen Segmente eintritt, in zwei Stämme; von diesem und dem Längsstamm geht eine Trachee an das dritte und vierte Bein, der obere Stamm bildet einen Längsstamm, der den hinteren Cephalothorax und das Abdomen durchzieht. Dorsad zweigt von diesem ein Ast ab, der dann dorsal einen pericardialen Längsstamm bildet, analog den dorsalen Längsstämmen mancher Insekten. Dieser Längsstamm steht durch eine Trachee in Verbindung mit dem zweiten Stigma; der ventrale der beiden Stämme, der in die Abdominalsegmente eintritt, steht in Verbindung

mit dem Stigma II, von dem ferner ein starker Ast zum abdominalen Längsstamm geht. Mit diesem kommunizieren zwei weitere Äste, die vom dritten Segment dorsad, bzw. dorsocaudad ziehen. Eine schwächere Trachee geht von diesem Stigma nach rückwärts, in den einzelnen Segmenten laterale Tracheen abgebend. Auch in den zwei vorderen Abdominalsegmenten sind schwächere seitliche Tracheen vorhanden. Vom dritten abdominalen Stigma, soweit dieses vorkommt, erstreckt sich eine Trachee zum caudodorsalen Ast des dritten Stigmas. Von allen Tracheen, insbesondere auch von den abdominalen Längsstämmen ziehen in allen Segmenten Tracheen zu den verschiedenen Organen. Eine eigentliche Visceraltrachee ist nicht vorhanden, vielmehr gehen vom Längsstamm unregelmäßig eine Anzahl Tracheen zum Darm.

Auffallend an diesem Tracheensystem ist das Vorkommen von Anastomosen zwischen den Tracheen einzelner Stigmen, das zur Ausbildung von zwei Längsstämmen, eines großen abdominalen und eines kleineren pericardialen führt. Durch diese und die vielen großen Stämme besitzen die Solpugiden eine für Arachniden relativ große Tracheenkapazität und Ventilation durch 6—7 Stigmen, die im Gegensatz zu der vielfach bei Araniden vorhandenen Luftleitung in nicht anastomosierenden Tracheen durch weite Strecken des Körpers steht (Diffusionstracheen).

Von ähnlich gebauten Tracheensystemen (Insekten) unterscheiden sie sich durch ihren nichtsegmentalen Bauplan und das Fehlen von Tracheen mit begrenzten Versorgungsgebieten, wie etwa die Visceraltracheen der Insekten.

Über die Verhältnisse der Tracheenendigungen ist mir nichts bekannt.

Vergleichend morphologisch sehr interessant ist das prosomale Stigmenpaar, das sich von allen Arachnoiden nur bei Solpugiden, *Ricinulei* und Acariden findet. Die Frage seiner Herkunft und Homologie hat viel Kopfzerbrechen verursacht. Es wurde von BERNARD mit den abdominalen Stigmen homolog angesehen, »both structures arise in similar position viz. at the basis of the limbs«, was aber REUTER damit widerlegt, daß von den Stigmen das vordere lateral, die abdominalen dagegen ventral der Mediane genähert liegen; vor allem läßt sich für das vordere keine Beziehung zur Extremität nachweisen, wie das für die Aranidenstigmen sonst zutrifft, zumal dieses Segment bei den Solpugiden eine entwickelte Extremität zeigt. Von vielen Autoren wird eine selbständige sekundäre Erwerbung des Stigmas angenommen (KORSCHOLT-HEIDER, POCKOK, CARPENTER, HEYMONS, REUTER).

Der Bauplan des Tracheensystems gibt aber keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme einer Entstehung des Tracheensystems aus zwei

verschiedenen Tracheenbüscheln (wie REUTER annimmt), ebenso wenig ist ein Durchbrechen eines Stigmas am Insektenkörper bekannt geworden, bei den Solpugiden sprechen vielmehr die starken Äste, die von diesem fraglichen Stigma abgehen, gegen eine Annahme einer Durchbrechung, die nur der *Limulus*-Theorie zuliebe gemacht wurde. Die Auffassung einer heterogenen Entstehung des Solpugiden-Tracheensystems steht auch im Widerspruch mit der Embryologie, da die Tracheenanlagen gleichzeitig und gleichartig auftreten, und ist eine unbegründete Hilfhypothese der *Limulus*-Theorie.

Literatur.

BERNARD, H. M., 1896: Transact. Linnean. Soc. (2). Bd. 6, S. 371. SØRENSEN, W., 1914: Overs. Dansk. Vidensk. Sles. forh. S. 187.

Ricinulei (Podogona).

Nach HANSEN-SØRENSEN soll diese Ordnung viel Ähnlichkeit mit den *Uropygei* (*Pedipalpi*) haben, wogegen man sie früher zu den *Opliones* stellte.

Haben die meisten Arachniden opistosomale Stigmen, so besitzt diese Gruppe als einzige nur prosomale Stigmen. Lateral am Cephalothorax, dorsal der Coxe des dritten Beinpaares auf einem kleinen dreieckigen Chitinschild, liegt das Stigma, beim lebenden Tier verdeckt. Vom diesen Stigma ist ein kurzer Vorraum (Tracheenstamm) eingestülpt, von sackförmiger Gestalt, doppelt so lang als breit. Der Stamm erstreckt sich nach vorne in den Cephalothorax, während von seinem Ende an der medianen Seite kleinkalibrige Tracheen abgehen, deren Lumen gleichbleibt. Die Verteilung der Tracheen ist derart, daß die Tracheen, die vom Ende des Sackes ausgehen, den Cephalothorax und die Extremitäten versorgen, während diejenigen, die von der Seite abzweigen, sich in das Abdomen erstrecken. Der Tracheenstamm zeigt kurze querverlaufende Verdickungen der Intima.

Literatur.

HANSEN, I. H.-SØRENSEN, W., 1904: On two orders of Arachnida. Cambridge. S. 131.

Acarina.

Die Acariden wurden schon wiederholt als nicht zu den wahren Arachnoiden gehörige Gruppe aufgefaßt (OUDEMANN, HALLER u. a.). Die Mehrzahl der Forscher hält aber wohl an der gegenteiligen Ansicht fest, doch werden die Acariden als sehr abgeleitete Gruppe betrachtet, bei denen eine große Reihe von Eigentümlichkeiten, z. B. Segmentierung und eine Anzahl von Organen, zum Teil oder ganz verschwunden

sind. Ihr Tracheensystem unterscheidet sich von dem der übrigen Arachniden durch die meist ventrale Lage der Stigmen am Prosoma, durch das späte Auftreten in der Individualentwicklung und durch die großen Verschiedenheiten in der Art der Tracheenausbildung.

Theoretische Bedeutung hat die Lage der Stigmen: die meisten Tracheen führenden Milben besitzen nur ein Stigmenpaar, das recht verschieden zu liegen pflegt, sich stets (außer *Notostigmata*) aber am Prosoma findet und meist ventral gelegen ist. Dieses Stigmenpaar liegt

1. hinter dem vierten Beinpaar: *Metastigmata*,
2. zwischen dem dritten und vierten Beinpaar: *Mesostigmata*,
3. zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar: *Parastigmata*,
4. zwischen den Coxen des zweiten Extremitätenpaares und dem ersten Laufbeinpaar: *Heterostigmata*,
5. zwischen den Cheliceren und der zweiten Extremität, den Pedipalpen: *Stomatostigmata*,
6. vor den Cheliceren, dorsal: *Prostigmata*.

Zwei Stigmenpaare wurden bei *Holthyris* angetroffen, wobei das vordere Paar oberhalb der Coxen des dritten Beinpaares liegt, während das zweite caudal davon gelegen ist und in ein abweichend gebautes Respirationsorgan führt. Vier Stigmenpaare am Prosoma besitzen die *Cryptostigmata* CAN. und OUD. Alle bisher angeführten Gruppen besaßen ihre Stigmen am Prosoma, dagegen findet man vier opisthosomale dorsale Stigmen bei den *Notostigmata*.

Wir konstatieren starke Verschiedenheiten in der Lage der Stigmen: topographische Beziehungen zu den Mundwerkzeugen, ferner laterale Lage, oft nahe den prosomalen Extremitäten zwischen den Beinen oder caudad von diesen, schließlich sogar dorsale opisthosomale Lage.

Diese so verschieden gelegenen Stigmen führen in umherschweifende Tracheen, die sehr verschieden gebaut sind. Verschieden wie der Bau ist auch die quantitative Ausbildung der Tracheensysteme. Neben ungemainer reicher Tracheenversorgung der Gewebe, die der der Insekten nichts nachgibt (z. B. *Ixodidae*), findet man verschiedene tracheenarme Formen und endlich viele Gruppen, die überhaupt tracheenlos sind. auch Asymmetrie und individuelles Schwanken findet man bei den *Acari*. So hat REUTER bei *Pediculopsis granium* Zählungen durchgeführt, die ein Schwanken der Tracheen zwischen 5 und 10 ergaben.

Zwei Entwicklungsrichtungen des Acaridentracheensystems lassen sich herausheben. Dabei muß betont werden, daß in beiden Gruppen recht verschiedenartige Tracheensysteme zusammengefaßt

sind. So sind unter der Gruppe B Tracheensysteme zusammengefaßt, deren Stigma am Gnathostoma lateral und hinter der vierten Coxe liegen.

A. An das Stigma schließt sich direkt oder durch eine Tracheenröhre ein größerer Ventilationsraum an, der ähnlich gebaut sein kann wie die Tracheentaschen der *Diplopoda*. Aus diesem Vorraum entspringen Büscheln von kleinkalibrigen Tracheen mit gleichbleibenden Lumen, die sich weder verzweigen noch miteinander anastomosieren. Die Zahl dieser Tracheen, die sich im ganzen Körper verteilen, vielfach auch Bündel bilden, ist sehr verschieden.

Als Beispiel möge zunächst *Allotrombidum fuliginosum* HERING dienen, das HENKING 1888 untersucht hat und dessen Ergebnis ich nachgeprüft habe, vgl. Abb. 15, 16. Das Stigma, das proximal, median zwischen den Cheliceren liegt, führt in eine »erste Luftkammer«, die durch einen weithäutigen Teil mit dem eigentlichen Ventilationsraum in Verbindung steht. Dieser erstreckt sich venterocaudal in den Körper hinein und bildet auf der konkaven Dorsalseite Ansatzstellen für Muskeln, die andererseits an den proximalen Fortsätzen der Cheliceren befestigt sind: durch Kontraktion dieser Muskeln wird das Volumen der Tracheentasche erweitert (Musc. dilatator BERLESE). Wir konstatieren Ventilationsmuskeln wie bei den Diplopoden und

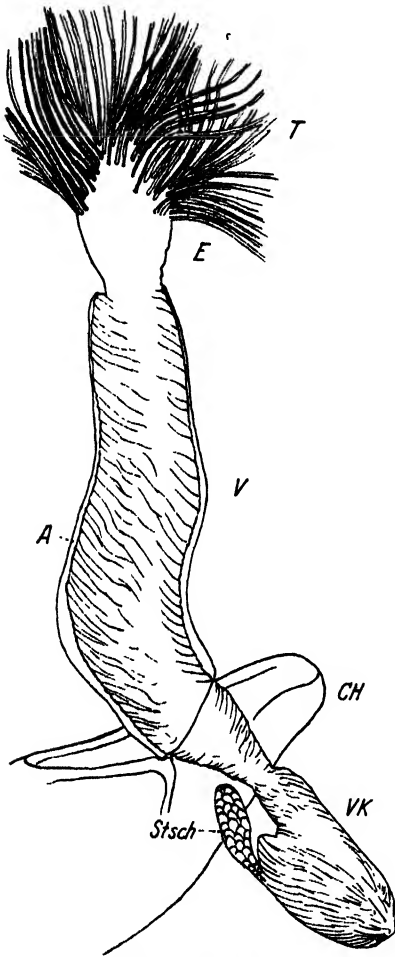


Abb. 15. *Allotrombidum fuliginosum*. Ventilationsraum mit englumigen, unverzweigten Tracheen (T), Ch Chelicere, Stsch sog. Stigmenschutzapparat. VK Vorkammer, V Ventilationsraum, E Endkammer, A Ansatzstelle der Musculi dilatatores.

Pseudoskorpionen im Zusammenhang mit einer ähnlichen Form des Ventilationsraumes. Dieser setzt sich in eine zweite, schwächer chitinisierte Röhre fort, aus der kleinkalibrige Tracheen in großer Zahl entspringen um sich dann im Körper zu verteilen: Bündel aneinander gelegter Tracheen ziehen dorsal zu den Coxen der vorderen und hinteren

Extremitäten, viscerele Bündel versorgen Darm und Genitalorgane. Besonders reichlich ist auch die Tracheenversorgung der Schlundganglien, wie überhaupt die Trombidien ein sehr reich ausgebildetes Tracheensystem besitzen, vgl. Abb. 16.

Bei *Bdella* ist der Ventilationsraum mit den ähnlich wie bei Trombidien gelegenen Stigmen durch eine Trachee verbunden, die sich vom cephaladen Ende an den Stamm anlegt, aber etwas weiter caudad in diesen einmündet. Auch hier entspringen von diesem Ventilationsraum auf der Ventralseite, seinem Außen- und Hinter-

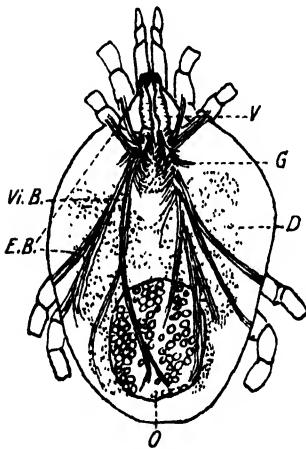


Abb. 16.

Abb. 16. Milbentracheen: *Allotrombidium fuliginosum*. Freilandzeichnung. Englumige Tracheen legen sich zu Bündeln aneinander. Vi.B. Visceralbündel, E.B. Extremitätenbündel, O Ovarium, D Darm, V Ventilationsraum, G Gehirn.

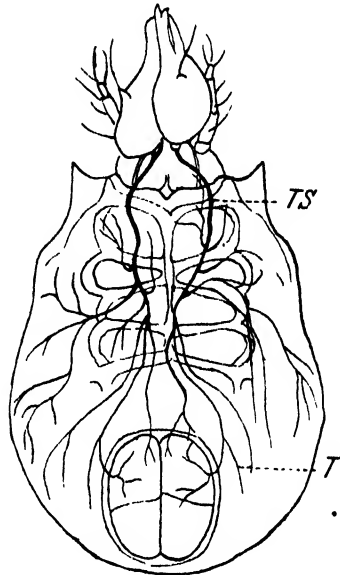


Abb. 17.

Abb. 17. *Labidostoma denticulatum* nach OUDEMANN (1906), Tracheenstamm (TS) mit verzweigten Tracheen (T).

rande, sowie auf der dorsalen Seite englumige, nicht miteinander anastomosierende Tracheen, die die Organe versorgen (MICHAEL 1896).

B. An das Stigma schließt sich ein Tracheenstamm an, der auch »tracheentaschenartig« erweitert sein kann. Auf diesen folgen Tracheenäste, die sich verzweigen, dabei an Kaliber abnehmen, mitunter auch anastomosieren. Der Tracheenstamm kann in einen oder einige Tracheenäste übergehen, aber auch in eine große Anzahl solcher Äste sich auflösen. Das soll an einigen Beispielen gezeigt werden:

Labidostoma denticulatum SCHRANCK besitzt Stigmen ventral der Mandibeln, die in ein verzweigtes Tracheensystem führen, dessen Haupttrachee, die caudad verläuft, nach allen Stellen des Körpers sich aufzweigende Tracheen abgibt. OUDEMANN (1906), vgl. Abb. 17.

Als weiteres Beispiel sei zunächst *Halarachne* erwähnt, die ähnliche Verhältnisse wie die Gamasiden zeigt. Vom Stigma zwischen dritter und vierter Coxe geht ein kurzer Tracheenstamm ab, der sich in sechs Äste spaltet: vier ziehen nach hinten, zwei versorgen den Vorderkörper, von denen der erste die Extremitäten versorgt, während der zweite sich in der Richtung des kurzen Stammes fortsetzt und sich in einem Ast zu den Ganglien und zu den vegetativen Organen des Vorderkörpers gabelt. Interessant ist das Vorkommen einer Queranastomose, STEDING (1924).

Reich verzweigte Tracheen besitzen die *Ixodidae*: die Stigmen, die hinter den vierten Coxen liegen, führen in einen kurzen, sehr weitlumigen Hauptstamm, aus dem eine große Zahl von Tracheenästen entspringt, die sich zum Teil gleich nach ihrem Ursprung, zum Teil auch erst später verzweigen und alle Organe des Körpers reich mit Tracheen versorgen. In der reichen Tracheenversorgung erinnern diese Tracheen an die der Insekten. Stämme ziehen zu den Extremitäten, Darmkanal, Nervensystem und den Genitalorganen, an die Haut zu den Hautdrüsen, zur Muskulatur. Median kommt es zu einer Anastomosensbildung zwischen den Ästen der Tracheen der beiden Stigmen (PAGENSTECHER 1861, ALLEN 1906). Insektenähnlich ist neben dem Bau der Äste auch das Vorkommen von indirekten Atembewegungen durch rhythmische Kontraktion der dorso-ventralen Muskulatur (PAGENSTECHER 1861, SCHULTZE 1923).

Ein Tracheensystem, das auch durch dichotomierende Tracheen ausgezeichnet ist, ist das von *Tetranychus* (CLAPARÈDE 1868, HAUSTEIN 1901). Von einer dorsalen unpaaren Stigma gehen paarige Tracheen zu den Muskeln der Mandibeln und ein unpaariger Stamm entspringt ventrad, der sich in zwei Äste gabelt, die caudad ziehen und jederseits Tracheen an die Extremitäten und den Darm abgeben.

Diese zwei Typen der Tracheenentwicklung — die gleichlumigen, nicht anastomosierenden Tracheen mit den großen Vorräumen und die »insektenähnlich« verzweigten Tracheen — haben eine sehr interessante Parallele in der Entwicklung der Diplopodentracheen, wo den nicht anastomosierenden Tracheen der *Proterandia*, die von distinkten Tracheentaschen abgehen, die verzweigten »Insektentracheen ähnlichen« der *Opisthandra* gegenüberstehen. Es handelt sich hier um zwei verschiedene Möglichkeiten, die Diffusion der Atemluft in die Gewebe zu garantieren, die bei Diplopoden, *Araneae* und den Acariden konvergent sich entwickelte, bei den Acariden sogar einige Male. Berücksichtigt man die ganz verschiedene Lage der Stigmen — an eine Ver-

lagerung kann bei der großen Entfernung der Stigmen nicht gedacht werden — und die so verschieden gebauten Tracheensysteme, so wird einem die große Mannigfaltigkeit der Acaridentracheen klar.

Verglichen mit den übrigen Arachnoidentracheensystemen erscheint eine Homologie der Acaridentracheen mit diesen höchst fraglich: Prosomale Lage der Stigmen der Acari — opistosomale bei den meisten anderen Arachnoiden.

Dieser Unterschied hat darauf geführt, eine selbständige Entstehung der Tracheen der Acari anzunehmen. Die Möglichkeit der selbständigen Entstehung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Aufzeigung von Tracheensystemen, die nur als selbständige Bildungen aufgefaßt werden können. Darin sehen wir auch ein Argument, daß manche Tracheen der Acari auch untereinander nicht homolog sein können.

Bei *Cyta* (*Bdellidae*) fand OUDEMANN (1906) Genitaltracheen. Die Genitalöffnung ist von einem Tracheenstamm ringförmig umgeben, aus dessen vorderem Abschnitt jederseits ein Tracheenstamm entspringt, der stärker ist als der des vorderen Stigmas und sich nach vorne erstreckt ohne sich zu verzweigen, Schlingen bildet und blind endet. Dieses Genitaltracheensystem ist, falls es sich als solches bewahrheitet, als Neubildung anzusehen, da es sich bei der verwandten Gattung *Bdella* nicht findet, ebenso wenig wie bei den übrigen *Prostigmata*.

Sehr merkwürdig ist ein accessorisches Respirationsorgan bei *Holothyris*, die zu den größten Milben gehört, ein Umstand, der vielleicht das Auftreten eines accessorischen Atemorgans erklärt. Caudad vom eigentlichen Stigma der *Parastigmata* führt eine Röhre in ein Atrium, in das zahlreiche Sacculi münden. Auch für dieses Organ ist die respiratorische Funktion nicht ganz sicher; wenn sie zutrifft, handelt es sich um ein sicher selbständig entstandenes Respirationsorgan. Eine Erythraeide *Smaris* besitzt englumige Tracheen, die den ganzen Körper versorgen, die aber nicht vom Vorhof eines Stigmas entspringen, sondern verstreut die Epidermis durchbrechen sollen, THOR (1904). Der Untersucher meinte, es handle sich hier um ursprüngliche Verhältnisse, da bei einer Reduktion wohl zuerst die Tracheen und dann die Stigmen rückgebildet worden wären (wie bei den *Halacridae*). Es ist aber zu bedenken, daß bei *Smaris* der Propocis derart im Körper eingeschlossen ist, daß ein Stigma in dieser Region, wie sonst bei den *Erythraeidae*, kaum funktionieren könnte.

Die *Notostigmata* besitzen ein Tracheensystem, dessen Stigmen an der Basis des Opisthosoma 4 in einem Bogen dorsal so angeordnet

sind, daß das 1. am meisten lateral liegt, die hinteren aber gegen die Mediane verschoben erscheinen. Die Stigmen führen in Tracheen, die sich gabeln und verzweigen, aber nicht anastomosieren; die Tracheenversorgung ist reich, WITH (1903).

Es ist kein anderes Tracheensystem der Acariden bekannt, daß vier derartige dorsale Stigmen am Opisthosoma besäße: deshalb muß eine selbständige Entstehung desselben angenommen werden. Aus diesem Grunde hat man die Notostigmata von den Acariden abtrennen wollen, was aber wieder fallen gelassen wurde. Da man ohne die unbewiesene Hypothese der Stigmenwanderung die einzelnen Stigmen nicht homologisieren kann, embryonale Untersuchungen über die Tracheenanlagen aber nicht zu erhalten sind, da sich das Stigma erst mit dem Nymphenstadium entwickelt, kann kein Anhaltspunkt in der Morphologie der Tracheen gefunden werden, der uns berechtigen würde von einer Homologie der Tracheen mit den übrigen Arachnoiden zu sprechen, während wir andererseits einen sicheren Fall einer selbständigen Entstehung der Acaridentracheen kennen. Aus diesen Gründen halten WAGNER (1885), vor allem REUTER (1909), die Acaridentracheen für ein Organ *sui generis*, das phylogenetisch sehr jung sein soll. Dem steht die Ansicht von VERSLUYS (1922) gegenüber, »das Tracheensystem der *Acari* macht auf uns den Eindruck eines in Rückbildung begriffenen Organs«, was auf die geringe Größe und die träge Lebensweise zurückgeführt wird. VERSLUYS kommt zu dieser Ansicht auf Grund der vielfachen Reduktion des Tracheensystems und der großen Variabilität in der Zahl der einzelnen Tracheen, der verschiedenen Ausbildung der Tracheen bei den Geschlechtern, alles Umstände, die sich bei in Reduktion befindlichen Organen finden — allerdings auch bei jungen in der Entwicklung begriffenen.

Fassen wir zusammen: die *Acari* besitzen ein uneinheitliches, sehr verschieden gebautes Tracheensystem mit sehr verschieden gelegenen Stigmen, die sehr spät in der ontogenetischen Entwicklung (nie embryonal, selten bei Larven, meist erst im Nymphenstadium) auftreten; durch die prosomale Lage der Stigmen unterscheiden sie sich von den meisten Arachnoiden; aber auch innerhalb der *Acari* können Anhaltspunkte für eine Homologie aller Acaridentracheensysteme nicht aufgezeigt werden. Man steht also vor der Frage, in den Tracheen der *Acari* entweder Neubildungen oder Reste eines früher segmentalen Systems zu sehen, für das nur das Vorkommen von Stigmen an den verschiedenen Körperstellen spricht.

Literatur.

ALLEN, W. E., 1906: Transact. Amer. micro. Soc. Bd. 26, S. 266. CLAPAREDE, E., 1868: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, S. 485. HAUSTEIN, R. v., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70, S. 78. HENKING, H., 1882: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37, S. 565. MICHAEL, O., 1896: Transact. Linnean. Soc. (2). Bd. 6, S. 518. NORDENSKIÖLD, E., 1906: Zool. Anz. Carus. Bd. 30, S. 118. Ders., 1907: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 27, S. 456. OUDEMANN, A. C., 1906: Zool. Anz. Carus. Bd. 29, S. 633. Ders.: Ebenda. Bd. 30, S. 135. PAGENSTECHER, H. A., 1861: Beiträge zur Anatomie der Milben. Leipzig. *REUTER, A., 1909: Act. soc. scient. fennicae. Bd. 36, S. 1—287. STEDING, E., 1924: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 121, S. 452. SCHULTZE, P., 1923: In: Biol. Tiere Deutschlands. Teil 21, S. 11. THON, K., 1905: Zool. Anz. Carus. Bd. 28, S. 585—594. THOR, B., 1904: Ann. Soc. Nat. Zool. (8). Bd. 19, S. 39. VERSLUYS, J., 1922: Erg. Fortsch. Zool. Bd. 5, S. 170—220. WITH, C. J., 1903: Vidensk. Medel. naturhist. Forhandl. S. 137.

Die Frage der Homologie der Tracheensysteme.

Sollen die Tracheensysteme der verschiedenen Arthropoden verglichen werden, so müssen wir uns erst die Charaktere klar machen, die sich überhaupt vergleichen lassen. Zunächst ist festzustellen, ob sich bei der großen Mannigfaltigkeit der Tracheenformen und der großen Anzahl der konvergenten Bildungen allgemeine Merkmale finden lassen, die für große systematische Gruppen charakteristisch sind und so einen Vergleich erst möglich machen.

Aussichtslos scheint dies von vornherein für manche Differenzierung des Tracheensystems, so z. B. für die Verschlußmechanismen der Stigmen, wo sich eine Unzahl von Analogien und Spezialisierungen ergeben. Für eine Anzahl anderer Eigentümlichkeiten muß die Variabilität und vor allem der Einfluß physiologischer Bedingungen in Betracht gezogen werden, um Kriterien zu erhalten, an denen sich das Homologieproblem prüfen läßt. In allen Gruppen stellt das Tracheensystem ein Röhrensystem dar, das Gasaustausch zwischen der Außenluft und der Hämolymphe mittels Diffusion und Ventilation ermöglicht. Verschiedenheiten der Funktion, ob die Leitung der Atemluft bis in das Gewebe oder nur Gasaustausch gegen die Hämolymphe erfolgt, bedingen verschiedenartige Ausbildungen des Tracheensystems, — lokalisierte und umherschweifende Tracheen — die innerhalb eines Stammes einer Ordnung, ja innerhalb einer Familie verschieden sein können und so vergleichend morphologisch wenig Bedeutung haben.

Anders steht es mit der Ausbildung der Ventilationsräume. Man kann Tracheensysteme, die eingangs große Tracheen-(Ventilations)-räume getrennt von einem System von Diffusionstracheen haben, unterscheiden von solchen, die eine solche Abgrenzung

nicht zeigen, wo vielmehr die Ventilationstracheen allmählich in Diffusionstracheen übergehen, und endlich solche, die neben unscharf abgegrenzten Ventilationsräumen andere gut unterscheidende Ventilationsräume besitzen (Insekten). Die Ausbildung solcher Ventilationsräume ist ein Charakteristikum von vergleichend morphologischer Bedeutung. Eine ebenfalls vergleichend morphologisch interessante Spezialisierung ist der Muskelansatz an solchen Tracheenräumen.

Wir finden eine große Variabilität in bezug auf Tracheenreichtum innerhalb einer Ordnung, aber nicht nur zwischen verschiedenen Gruppen ergeben sich große Unterschiede, auch innerhalb verschiedener Stadien der Individualentwicklung; vielfach ist eine Abhängigkeit von der Größe der Tiere vorhanden; junge Exemplare besitzen viel weniger Tracheen als große, besonders starke Tracheen entwickeln sich zur Zeit der Reifung der Genitalprodukte beim Weibchen. Als Beispiel sei erwähnt, daß beim Weibchen einer Milbe eine Zunahme der Genitaltracheen auf das 15fache ihres Lumens gemessen wurde. (REUTER 1909).

Ähnliche physiologische Bedingungen lassen die gleichen Bautypen in verschiedenen Gruppen getrennt entstehen, so daß eine große Anzahl von Analogien die Frage nach dem homologen Gebilden sehr erschweren. In dem vorigen vergleichend morphologischen Abschnitt ist wiederholt auf solche Konvergenzen hingewiesen worden; ein sehr verbreiteter Fall, auf den KORSCHOLT-HEIDER hingewiesen haben, ist das Vorkommen von sogenannten »insektenähnlichen« Tracheen, das sind Tracheen, die dichotomieren und eine Spiralförmigkeit besitzen, bei den Insekten, Chilopoden, Opisthandrien (Diplopoden), den Araneen, Opilionen, Solpugiden und Acariden.

Ihrer gleichen Funktion entsprechend sind die Tracheenröhren histologisch in den meisten Gruppen prinzipiell gleich gebaut. Differenzierungen, die die Chitintima zeigt, sind funktionell bedingt und finden sich in den verschiedensten Gruppen. Ältere Forscher (MAC LEOD) wollten hier Unterschiede finden, die sich aber als nicht stichhaltig erwiesen haben. Sehr verbreitet sind Spiralverdickungen, die in fast allen Gruppen bei großen Ventilationstracheen wie bei kleinkalibrigen Diffusionstracheen auftreten, aber auch in anderen chitinen Röhren des Arthropodenkörpers gefunden wurden. Eine funktionell analoge Differenzierung finden wir in der Trachea der Vertebraten. Auch andere Differenzierungen der chitinen Intima sind nicht für ein Tracheensystem charakteristisch: So finden sich die chitinen Säulchen der Spinnen auch bei den Pseudoskorpionen und den Insekten

Ein Merkmal dagegen zeigt große Konstanz und dies ist die Topographie der Stigmen. Die Lage am Körper, ob ventral, lateral oder dorsal, ist sehr konstant, ebenso die Lage auf den verschiedenen Segmenten. Von großer Gleichmäßigkeit ist ferner die Stigmenzahl, wiewohl sie bei segmentierten Tracheensystemen mit der Zahl der Segmente wechseln kann.

Verlagerungen der Stigmen kommen vor, erstrecken sie sich aber meist nicht auf größere Distanzen; so können Dehnungen eines Segmentes zu Verlagerungen führen (z. B. das 3. Abdominalsegment der *Araneae*), aber ansonsten sind Verlagerungen über mehr als ein Segment nicht sicher bekannt. Auffallende Fälle von Verlagerungen sind die dorsalen unpaaren Stigmen bei manchen Dipterenlarven und bei *Scutigera*. Vielfach wechselt die Lage eines Stigmas auf dem Skleriten, was nach HANDLIRSCH seine Ursache in der verschiedenen Ausbildung der Sklerite hat. Verlagerungen von einem Segment auf ein anderes sind selten, ich erwähne das Prothorakalstigma der Insekten. Bei Insektenlarven sind Verlagerungen nichts seltenes, doch findet man bei Imagines stets wieder die normalen Verhältnisse der Insekten. Bei den *Acar*i wurden große Verlagerungen der Stigmen angenommen (BÖRNER 1902), die aber, da sich keinerlei Beweise dafür finden lassen, von anderen Forschern abgelehnt wurden, z. B. REUTER (1909).

So haben wir also in der Lage der Stigmen ein Charakteristikum gefunden, das in den einzelnen Ordnungen — sehen wir von den kleinen ebenerwähnten Verlagerungen ab — große Konstanz zeigt und vergleichend-morphologisch sehr wertvoll ist. Die Bedeutung dieses Merkmals ist in der Organgeschichte begründet, da an dieser Stelle die Einstülpung des Ektoderms erfolgt und daher schon sehr früh in der ontogenetischen Entwicklung eine Fixation erfährt, die allerdings, wie schon erwähnt, bei Larven vorübergehend durchbrochen werden kann.

Von weiterer großer morphologischer Bedeutung ist die Verteilung der Stigmen über den ganzen Körper bzw. Beschränkung derselben auf ganz wenige Segmente. Und mit der Erörterung dieser Verhältnisse wollen wir die vergleichend-morphologische Kritik der einzelnen Tracheensysteme beginnen: Nach dem Kriterium der Verteilung der Stigmen lassen sich die Tracheatenstämme der Arthropoden einteilen in

1. solche, deren Tracheensystem sich über den ganzen Körper erstreckt und zahlreiche segmentale Stigmen besitzt, die über den ganzen Körper verteilt sind (*Diplopoda*, *Chilopoda*, *Insecta*), und

2. solche, deren mehr oder weniger über den Körper verteiltes Tracheensystem bzw. deren lokalisierte Respirationsorgane durch

wenige Stigmen auf einigen wenigen Segmenten münden (*Arachnoida*, *Symphyla*).

Trotzdem durch reduzierte Formen der 1. Gruppe die scharfe Abgrenzung dieser beiden Gruppen verwischt wird, so liegen hier doch zwei verschiedene Entwicklungsstufen der Tracheensysteme vor, wenn auch wirklich, wie so oft behauptet, die Stigmen der 2. Gruppe aus polystigmalen entstanden sein sollen, obwohl keine einzige Form dieser Gruppe ein vollständiges Tracheensystem besitzt.

In der 1. Gruppe lassen zwei Unterstämme der Arthropoden Ähnlichkeiten in bezug auf das Tracheensystem erkennen: Die *Chilopoda* und die *Insecta*. Da ist zunächst die Lage der Stigmen, die bei beiden Unterstämmen im typischen Falle rein lateral mit topographischer Beziehung zu den Pleuralskleriten liegen. Primitive Chilopoden sind homonom segmentierte Tiere, während die Insekten weitgehend heteronom sind. Das drückt sich im Bauplan des Tracheensystems und in der Zahl der Stigmen aus: bei den Chilopoden mit verschiedener Segmentzahl findet sich eine verschiedene Zahl der Stigmen, während die Insekten, entsprechend ihrem Körperbau eine fixierte Stigmenzahl besitzen. Gemeinsam aber ist beiden Gruppen das Fehlen eines Stigmas am Genitalsegment (beim Insektenweibchen ist ein solches vorhanden, doch soll es sich da um Verlagerung der Genitalöffnung handeln).

In beiden Unterstämmen lassen sich Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung der einzelnen Äste, die von einem Stigma ausgehen, auf einzelne Versorgungsgebiete feststellen. Beiden gemeinsam ist die ähnliche Anordnung der zwei Kopfstämme (Tracheae cephalicae), ferner das Auftreten von dorsalen, ventralen und lateralen Ästen. Bei den rezenten Chilopoden vermißt man ein segmentales Auftreten einer Visceraltrachee, doch stehen dem Vergleich der Baupläne Schwierigkeiten entgegen, da eine Chilopodenform mit so allgemeinem Tracheenbau, daß sich die einzelnen Tracheensysteme darauf zurückführen lassen, fehlt und eine Kluft zwischen den Tracheensystemen der *Ana-* und *Epi-morpha* besteht, weil beide Gruppen stark differenzierte Merkmale mit einfachen Verhältnissen gemischt zeigen. Bei den Insekten dagegen besitzen die den Palaeodyctiopteren in mancher Hinsicht nahe stehenden Ephemeriden (HANDLIRSCH) ein noch recht einfaches Tracheensystem, auf das sich die Tracheensysteme der übrigen Insektenordnungen zurückführen lassen.

Nicht nur in der Lage und Zahl der Stigmen und im Bauplan des Tracheensystems finden wir Beziehungen zwischen Chilopoden und Insekten, auch die Art der Anastomosierung ist ähnlich. Dagegen

zeigen manche Chilopoden in der Art der Neubildungen von Tracheenästen erhebliche Unterschiede gegenüber den Insekten, bei anderen Chilopoden fehlen diese accessorischen Tracheenäste gänzlich.

Interessant ist ferner das gleichzeitige Auftreten der Tracheenanlagen in der Embryonalentwicklung.

Es steht in guter Übereinstimmung mit dem ähnlichen Bau anderer Organe in den Ähnlichkeiten der Tracheensysteme der beiden Unterstämme mehr als bloße Analogien zu sehen; da, wie die embryologische Untersuchung zeigt, die Anlagen beider Organe zu gleicher Zeit, am gleichen Platz und in gleicher Art auftreten, also wohl die gleichen sind, so können wir die Tracheen der Chilopoden und Insekten als homologe Organe ansehen. Keinesfalls aber ist eine phylogenetische direkte Ableitung der Tracheensysteme rezenter Chilopoden von Insekten oder umgekehrt denkbar. Den eben besprochenen Ähnlichkeiten stehen wesentliche Unterschiede gegenüber, vor allem sind die Baupläne der Tracheensysteme rezenter Chilopoden so spezialisiert, daß ein Anschluß an die in Bezug auf die Anordnung der Äste recht einfachen Insekten nicht möglich ist, während andererseits die Insekten ein in der Stigmenzahl fixiertes Tracheensystem besitzen, von dem man keine stigmenreicheren Tracheensysteme ableiten kann.

Noch ein Wort über die Frage der Homologien der Insekten-tracheen untereinander. LEHMANN hat 1924 gezeigt, daß die Tracheensysteme der Pterygoten sich aufeinander beziehen lassen, und es fragt sich nun, wie weit die Tracheen der Apterygoten mit jenen homologisiert werden können. Eine Gruppe von diesen, die Thysanuren, zeigen ganz denselben Bauplan wie die Pterygoten, nur außerordentlich schwach und tracheenarm entwickelt. Diese Tracheen erinnern an die Verhältnisse jüngerer Entwicklungsstadien, so daß man unwillkürlich an die Auffassung von BERLESE und HANDLIRSCH erinnert wird, in den Apterygoten neotenische Formen zu sehen. Nicht nur quantitativ, sondern auch in bezug auf die Stigmenzahl reduziert sind die Tracheen der *Endotrophi* und am weitesten geht diese Reduktion bei den Collembolen, die nur mehr ein prothorakales Stigma besitzen. Ich möchte auch das Tracheensystem dieser Gruppe, wie ich oben gezeigt habe, als extrem reduziertes Tracheensystem auffassen, das wohl dem der Pterygoten ebenfalls homolog ist, aus Gründen, die ich im vorigen Abschnitt dargelegt habe,

Die 3. Arthropodenklasse, die ein durchaus segmentales Tracheensystem besitzen, sind die *Diplopoda*. Lange Zeit betrachtete man diese Klasse als verwandt mit den Chilopoden, mit denen sie als *Myriopoda*

(LATRELLE 1796) vereinigt waren. Pocock (1887) hat als erster erkannt, daß es sich hier um eine unnatürliche Gruppe handle, und seither wurden sie getrennten Unterstämmen zugeteilt. Das Tracheensystem hat als systematisches Merkmal stets eine bedeutende Rolle gespielt, es ist daher die Frage der Homologie hier besonders interessant.

Das Diplopoden-Tracheensystem ist charakterisiert durch jene eigentümlichen Ventilationsräume, die als Tracheentaschen bezeichnet werden. Wie in dem speziellen Abschnitt gezeigt worden ist, kommen den Diplopoden-Tracheen eine Anzahl Eigentümlichkeiten zu, die bei den Insekten und Chilopoden nicht vorkommen. Mit der verschiedenen Morphologie der Tracheensysteme wäre trotzdem eine Homologie vereinbar; OWEN (1848) definiert ja geradezu: Homolog nennt man »das selbe Organ bei verschiedenen Formen, unbekümmert um Form und Funktionsunterschiede«, wenn nicht Argumente dafür sprechen würden, daß in den Tracheentaschen Bestandteile des Tracheensystems vorliegen würden, die Charaktere des Chitinskelettes tragen: Sie fungieren als Entapophysen, indem an ihnen nicht nur Ventilations- sondern auch Körpermuskel ansetzen. Sie verraten weiterhin besonders nahe Beziehungen zum Tegument, indem streckenweise die Wand der Tracheentasche mit dem Tegument vollständig verschmilzt, was bei den Tracheen der Chilopoden und Insekten nie beobachtet wird. Vgl. Abb. 2. Endlich besitzen manche Formen in den Tracheentaschenwänden Drüsenmündungen, ebenfalls eine Tegumenteigenschaft. Auch in der Struktur unterscheiden sich diese Tracheentaschen von den übrigen Tracheen, so daß man zu der Auffassung kommt, es handle sich hier um Tegumentderivate, die bei den Insekten und Chilopoden-tracheen nicht vorhanden sind. Es ist denkbar, daß ihr Tracheensystem dem der Insekten und Chilopoden homolog ist, also auf gleiche Anlagen etwaiger gemeinsamer Vorfahren zurückzuführen wäre, dazu aber eine weitere Einbeziehung von Exoskelettmaterial erfolgt ist, worauf der Muskelansatz, die streckenweise Verschmelzung mit dem Tegument, die Drüsen, die Kalkeinlagerung der Tracheentaschen hinweisen.

Verschieden von den Verhältnissen der Chilopoden und Insekten ist auch die Lage der Stigmen, die vielmehr ventral an der Basis der Beine liegen. Hier wäre immerhin im Zusammenhang mit dem Aneinanderrücken der Coxen eine Verlagerung denkbar. Ontogenetisch entsteht das Tracheensystem viel später als das der *Chilopoda* und *Insecta*, nämlich erst im Pupoidstadium; die Einstülpung erfolgt hinter der Basis jeden Beines.

Da das Tracheensystem der *Diplopoda* in den Tracheentaschen ein ektodermales Anlagematerial aufweist, das den Chilopoden und Insekten fehlt, so kann hier, selbst wenn die Tracheen homolog sein sollten, von einer echten Homologie nicht mehr die Rede sein. Es würde sich vielmehr um eine Kathomologie im Sinne JACOBSSHAGEN (1925) handeln, doch spricht der ganz andere Bauplan, die anderen Entwicklungsverhältnisse der Tracheen (Fehlen der Anastomosen; es sind dünne, unverzweigte Tracheen, die sich zu Bündeln aneinander legen, nur in einer spezialisierten Gruppe kommt es zur Ausbildung insektenähnlicher verzweigter Tracheen) dafür, daß es sich um überhaupt nicht homologe Organe handelt, ein Standpunkt, den unter anderen der bekannte Myriapodenforscher VERHOEFF teilt.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Tracheen der Chilognathen von Diplopodentracheen abzuleiten, da man in den *Plesiocerata* mit ihren nicht abgegrenzten Tracheentaschen, in deren oberen Teil sich der Spiralfaden hinein erstreckt, Übergangsformen zu finden glaubt. Es ist natürlich nicht unbedingt gegeben, daß ein Tracheensystem primitiv sein muß, weil es bei den ursprünglichen gebauten Formen (*Proterandria*) auftritt; doch ist dies wahrscheinlich, und in den Kuglern (*Plesiocerata*) haben wir es mit spezialisierten Formen zu tun, so daß wir doch die typischen Tracheentaschen der *Opistandria* mit ihren Bündeln getrennter Tracheen für die ursprünglichere Gruppe halten. Daß man es in den »insektenähnlichen« Tracheen der *Plesiocerata* nur mit einem Konvergenzfall zu tun hat, geht auch daraus hervor, daß diese Tracheen Muskellansätze besitzen, was bei Insekten und Chilopoden nie gefunden wurde.

Man hat Beziehungen zwischen den Tracheen der Arachniden und der Diplopoden zu finden geglaubt, die sich auf manche Ähnlichkeit des Baus (tracheentaschenähnliche Vorräume bei *Pseudoscorpiones*, *Acari*, *Araneae*) und die ventrale Lage der Stigmen bezogen. Neben den phylogenetischen Einwänden gibt die Embryologie einen Gegenbeweis, daß es sich hier nicht um homologe Organe handeln kann. Bei den Spinnen entstehen die Respirationsorgane durch Einstülpung von Bildungsmaterial rudimentärer Abdominalextrimitäten, bei den Diplopoden werden die Tracheen aber erst eingestülpt, wenn die Beine schon entwickelt sind, sie stehen auf Segmenten, die im Gegensatz zu den Spinnen Extremitäten tragen: man sieht, es handelt sich um zwei verschiedene Anlagen, also kann wohl keine Homologie vorliegen.

Im Gegensatz zu den vorigen Gruppen besitzen die *Arachnoidea* die Stigmen nur auf wenigen Segmenten, und soweit sie Tracheen ent-

wickelt haben, lassen diese keinerlei segmentalen Bauplan erkennen. Der Bau der Tracheensysteme steht in Übereinstimmung mit dem Bau des Arachnoidenkörpers überhaupt, seiner starken Konzentration, dem Verlust der Segmentierung. Wo Formen diese Entwicklung nicht oder wenig stark zeigen, finden sich stigmenreichere Tracheensysteme, die einen mehr oder minder segmentalen Bau erkennen lassen: *Scorpiones*, *Solpugidae*. Dies führt BERNARD zu der Annahme von stigmenreichen Urarachnoiden. In keiner Gruppe sind die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Ordnungen zueinander so unklar, wie gerade bei den Arachnoiden. Mir erscheinen phylogenetische Spekulationen über das Tracheensystem verfrüht und ich beschränke mich daher darauf, auf Grund des morphologischen und embryologischen Materials zu prüfen, wo sich Homologien der Tracheensysteme nachweisen lassen.

Die Arachnoiden besitzen nämlich durchaus kein einheitliches Respirationssystem: in bezug auf die Lage der Stigmen ergibt sich eine Teilung in Ordnungen mit

A. nur opisthosomalen, ventral gelegenen Stigmen: *Scorpiones*, *Pedipalpi*, *Araneae*, *Opiliones*, *Pseudoscorpiones*,

B. neben opisthosomalen auch oder nur prosomale Stigmen: *Solpugiden*, *Ricinulei*, *Acari*.

Die ersten drei Ordnungen besitzen Fächertracheen, allerdings auf verschiedenen Segmenten, neben denen ein Teil der *Araneae* Röhrentracheen besitzt. Wie schon im systematischen Abschnitt gezeigt wurde, sind die Stigmen der Fächertracheen und der Röhrentracheen homolog: Die Beziehung zwischen diesen beiden Tracheenarten ist noch immer ungeklärt, wenn auch zumindest eine Kathomologie, für viele Gruppen wohl auch echte Homologie nachweisbar ist (vgl. oben). Die große Frage ist aber, welches der beiden Organe das primäre ist. Mangels Kriterien aus der Anatomie der Atmungsorgane konnte diese Frage bisher nicht entschieden werden. Von Wichtigkeit ist, daß die Fächertracheen sehr uniform sind, während die Tracheen der *Araneae* ungemein variieren. Daraus ergibt sich aber nur die Tatsache, daß die Fächertracheen lebenswichtige Organe sind, während die Röhrentracheen vielfache Reduktionen zeigen, den Eindruck eines in Umbildung begriffenen Organs machen. Daraus zu schließen, die Tracheen seien das ursprünglichere Organ, das soweit nicht umgebildet der Reduktion verfällt, scheint uns nicht sicher, zumal die umher-schweifenden Tracheen mit ihrem ganz unsegmentalen Bauplan und ihrer Ausbreitung in den Cephalothorax sicher nicht reduzierte Organe darstellen. Reduktionsprozesse in manchen Gruppen gehen parallel

mit Weiterentwicklungen des Tracheensystems in anderen, so daß die hohlen Entapophysen einerseits und die den ganzen Körper versorgenden »herumschweifenden Tracheen« keinesfalls Ausgangspunkte der Entwicklung in welcher Richtung auch immer, sondern eher Endpunkte von Entwicklungsrichtungen darstellen. Zumal man die Reihen von Entwicklungsstadien der Tracheen des zweiten Stigmenpaares aus kurzen Röhren bzw. Entapophysen (PURCELL, KAUTSCH, KÄSTNER) ebenso als sich entwickelnde Tracheen auffassen muß, wie als Reduktionsstufen und am Organ selbst nicht entscheiden kann, in welcher Richtung die Entwicklung verlaufen ist. Was die Physiologie betrifft, so läßt sich zeigen, daß die kurzen Röhrentracheen eine unbedeutende Rolle bei der Respiration der Spinnen spielen (KÄSTNER 1929), ein Umstand, der wohl für ein reduziertes Organ spricht, also für die Ansicht VERSLUYS. Ich glaube diese Frage läßt sich am Tracheensystem selbst überhaupt nicht lösen, solange nicht mehr über die Phylogenie der Arachnoiden bekannt ist.

Daß die Rückbildung der Tracheen des zweiten Stigmas im Zusammenhang mit herabgesetztem Stoffwechsel infolge träger Lebensweise steht (VERSLUYS 1929), möchte ich für widerlegt halten, da sich unter den Spinnen mit kurzen Röhrentracheen sehr lebhafte Formen finden, wie die vakierenden Wolfsspinnen (*Lycosidae*).

Kehren wir zur Frage der allgemeinen Homologie der Respirationsorgane der *Scorpiones*, *Pedipalpi* und *Araneae* zurück: Obwohl die *Scorpiones* auf den Segmenten, auf denen die *Araneae* und *Pedipalpi* Stigmen besitzen, keine Respirationsorgane haben, wurde doch an der allgemeinen Homologie ihrer Respirationsorgane nie gezweifelt, da der ganz gleiche anatomische Bau und die gleiche Art der Anlage, sowie die gleiche embryonale Entwicklung dafür sprechen. *Scorpiones*: METCHNIKOFF (1871), KOWALEVSKY und SCHULGIN (1886), LAURIE (1890), BRAUER (1895); *Pedipalpi*: PEREJASLAWZEWA (1901), GOUGH (1902), SCHIMKEWITSCH (1906); *Araneae*: SIMON (1894), PURCELL (1896), KAUTSCH (1910). Daß die *Araneae* und *Pedipalpi* homologe Atemorgane besitzen, wurde schon gezeigt, wenn auch bei manchen *Araneae* sekundär fremdes Baumaterial dazukommt (PURCELL, KAUTSCH).

Schwierig ist die Beurteilung der Beziehungen der Opilioniden-tracheen zu den eben besprochenen drei Ordnungen, da über embryonale Vorgänge in der Entwicklung der Tracheen nichts bekannt ist, so daß wir nichts über eventuelle Beziehungen zu Extremitätenrudimenten des Abdomens wissen. Die Stigmenlage (Seitenteil des II. Sternites), entspricht der Lage des ersten Stigmenpaares der Fächer-

tracheen, das Tracheensystem zeigt aber keinerlei Beziehungen zu einem Araneidentracheensystem. Die über den Coxen liegenden »insekten-tracheenähnlichen« Tracheenstämme mit ihren Verästelungen und die relativ reiche Tracheenversorgung der Organe zeigen Verhältnisse, zu denen wir in keiner Arachnoidengruppe ähnliches finden. Im Gegensatz zu den Tracheen der *Araneae* ist der Bau der Tracheen der *Opiliones* sehr konstant; recht einfach gebaute Formen, wie *Trogulus*, zeigen dieselben Verhältnisse wie spezialisierte Formen. Das Tracheensystem der *Opiliones* ist höher entwickelt als das der *Araneae*, worauf neben der reicheren Tracheenverzweigung und dem großen Ventilationsraum auch das Vorkommen von Anastomosen hinweist. Wie bei diesen läßt sich keinerlei Spur eines segmentalen Baues des Tracheensystems nachweisen.

Immerhin kann die aberrante Form kein Gegenbeweis gegen eine Homologie sein, solange die Embryologie nicht diesen Befund bestätigt. Bis dahin ist die Frage der Homologie nicht zu entscheiden.

Ähnliches gilt für das Respirationssystem der *Pseudoscorpiones*. Auch hier ist meines Wissens nichts über die Embryonalentwicklung der Tracheen bekannt.

Die Stigmenlage entspricht nicht der der *Araneae*, da die Stigmen am Hinterrande des dritten und vierten Abdominalsegmentes liegen, somit eine Verlagerung der Stigmen um ein Segment angenommen werden müßte. Die Tracheen besitzen große Ventilationsräume und anschließend dünne Röhren wie bei den Araneiden etwa *Dysdera*, doch ist die Lage des Vorraumes anders als bei den Spinnen, auch finden sich bei Spinnen nie an beiden Stigmenpaaren solche Ventilationsräume, ferner besitzen die *Pseudoscorpiones* an den Wänden der Tracheentaschen Muskelansätze, was den Araneiden ebenfalls fehlt. Chitinoöse Fortsätze der Innenwand in der Nähe der Mündungsfelder der kleinkalibrigen Tracheen zeigen Ähnlichkeiten mit den Chitinsäulchen der Araneidentracheen.

Man sieht, es liegen mancherlei morphologische Ähnlichkeiten mit den Tracheen der *Araneae* vor, neben Gründen, die gegen eine Homologie sprechen, so daß man von einer solchen mit Recht nicht sprechen kann, bevor nicht eine embryologische Untersuchung die Verhältnisse der Anlage entscheidet.

Die *Solifugen* besitzen ein Tracheensystem, das in bezug auf die Lage von zwei Abdominalstigmen mit den *Araneae* übereinstimmt. Diese Stigmen auf den zweiten und dritten Abdominalsegmenten sollen denen der *Araneae* homolog sein (doch fehlt eine Untersuchung der

embryonalen Verhältnisse). Die Solifugen besitzen nun auf dem Segment des zweiten Gangbeinpaares aber ein prosomales Stigma, das wie HEYMONS (1905) nachgewiesen hat, sich auf diesem Segmente bildet. Vielfach wird angenommen, es handle sich um eine sekundäre Erwerbung der Solifugen, und die Tracheenstämme dieses Stigmas sollen sekundär mit denen der opisthosomalen Stigmen in Beziehungen getreten sein (es handelt sich um Längsstämme). [CARPENTER (1903), HEYMONS (1905), KORSCHOLT-HEIDER (1890), POCKOCK (1893), REUTER (1909).] Diese Annahme, auf deren geringe Wahrscheinlichkeit auch VERSLUYS (1922) hinweist, hat keine Grundlagen, außer dem Umstand, daß das Stigma mehr lateral steht, was durch das Vorhandensein von Beinen auf diesem Segment bedingt ist, und ist wohl nur der *Limulus*-Theorie zuliebe gemacht worden.

Das Solpugidentracheensystem zeigt gar keine Ähnlichkeiten mit einem anderen Arachnoidentracheensystem, da es sich hier um ein stigmenreicheres Tracheensystem handelt — manche Formen besitzen am Abdomen noch ein viertes Stigma, das aber auch dort, wo es vorhanden ist, einen reduzierten Eindruck macht —, das nicht so kontrahiert ist, wie bei den *Araneae* und noch Spuren von Segmentierung zeigt (vgl. Abb. 14), was in Übereinstimmung mit dem mehr gegliederten Bau des ganzen Tieres steht.

Wenn Beziehungen zu Araneidentracheen angenommen werden, müßte das Solifugentracheensystem als das ursprünglichere angesehen werden, was wieder voraussetzen würde, daß bei den *Araneae* die Tracheen das ursprünglichere Respirationsorgan waren (VERSLUYS). Außer theoretischen Überlegungen (*Limulus*-Theorie) liegen aber keinerlei Anhaltspunkte vor, die für eine Homologie mit den Tracheen der *Pedipalpi* und *Araneae* sprechen. Längsanastomose und die Anzahl der großen Tracheenäste, die von einem Stigma weggehen, zeigen keine Ähnlichkeit mit Araneidentracheen.

Interessant ist das Tracheensystem der *Ricinulei*, jener kleinen Gruppe, die man früher zu den *Opiliones* stellte, nach HANSEN und SØRENSEN aber Beziehungen zu den *Uropygi* (*Pedipalpi*) zeigen sollen.

Diese Ordnung besitzt nur ein Stigma am Cephalothorax, welches in einen Ventilationsraum führt, von dem eine Menge kleinkalibriger Tracheen ausgehen, die die verschiedenen Körperteile versorgen. Dieses Tracheensystem erinnert in seinem Bau und der Lage des Stigmas an die *Acari*; da sie aber verwandtschaftlich nichts mit den Milben zu tun haben sollen (HANSEN-SØRENSEN), so kann von einer Homologie der Tracheensysteme nicht gesprochen werden, außer man

nimmt an, die *Acari* und *Ricinulei* hatten ursprünglich an allen Segmenten (auch am Kopf) Tracheen, von denen verschiedene Reste erhalten sind, — eine Hypothese, die wir als zu wenig gestützt ablehnen möchten. Mit anderen Tracheensystemen von Arachnoiden zeigen sie keinerlei Beziehungen.

Beim Vergleiche der *Acari* mit den übrigen Arachnoidentracheensystemen hat man zuerst erkannt, daß eine Homologisierung aller Arachnoidentracheensysteme nicht möglich ist. (REUTER 1909).

Der Großteil der Acariden besitzt ein Stigmenpaar, das sich in verschiedenen Lagen am Prosoma findet. Die Unmöglichkeit, die prosomal gelegenen Stigmen mit den ventralen abdominalen anderer Arachnoiden zu homologisieren, ohne große Organverlagerungen anzunehmen, für die keine Anhaltspunkte vorliegen, hat REUTER dazu geführt, in den Tracheen der *Acari* Organe *sui generis* zu sehen, die selbständig gegenüber den opisthosomalen anderer Arachnoiden entstanden sein müssen.

Aber auch beim Vergleich der Acaridentracheensysteme untereinander ergeben sich Schwierigkeiten, sie aufeinander zu beziehen. Es gibt Tracheensysteme mit verschiedener Lage und Zahl der Stigmen, die zwischen 1 und 4 Paaren schwankt. Um diese Tracheen als homolog ansehen zu können, hat man wieder Verlagerungen annehmen müssen, aber auch damit lassen sich die Verhältnisse der *Notostigmata* nicht erklären.

Verschieden, wie ihre Lage, ist auch der Bau der Tracheen, wie ich im systematischen Teil ausgeführt habe. Dort habe ich auch einige Beispiele von Respirationsorganen angeführt, die man nur als selbständig entstanden auffassen kann.

Dieser anatomische Befund scheint dafür zu sprechen, daß auch innerhalb der *Acari* die Tracheen nicht alle homolog sind, sondern mehrmals selbständige Entstehungen vorgekommen sind; die Möglichkeit solcher Tracheenbildungen zeigen eben diese Beispiele wie Genitaltracheen von *Cyta*, *Holothyris*-Respirationsorgan.

Ontogenetisch werden die Tracheen der *Acari* nicht wie die der anderen *Arachnoidea* embryonal, sondern meist erst im Nymphenstadium (mitunter auch im Larvenstadium) angelegt und zeigen keinerlei Beziehungen zu Extremitäten, liegen vielmehr vielfach auf Körperabschnitten, die Extremitäten entwickelt haben.

Die Verschiedenheit der Anlagen, ferner die morphologischen Befunde, vor allem die prosomale Lage und Zahl der Stigmen, zeigen, daß

die Acaridentracheen mit denen der Araneen, Opilionen, Pseudoscorpionen und Solpugiden nichts zu tun haben. Auch ihre Beziehungen zu den Tracheen der *Ricinulei* kann einstweilen nur als Analogie aufgefaßt werden.

Kopfstigmen finden wir nur bei Acariden, embryonal (sehr fraglich) bei Insekten (NEWPORT) und bei den Symphylen. Deren Tracheensystem beansprucht durch folgende Merkmale eine von den übrigen Tracheensystemen gesonderte Stellung: Lage der Stigmen lateral am Kopf, die abweichende Struktur der Intima, die eigentümliche Beschränkung des Tracheensystems auf den Kopf und die ersten Körpersegmente, wo sie sich aber auch nicht verteilen, sondern bloß das Rückengefäß versorgen. Es handelt sich um ein lokalisiertes Tracheensystem, so zeigen die Extremitäten keinerlei Tracheenversorgung, im Zusammenhang mit der geringen Größe des Tieres, wie überhaupt das Tracheensystem der Symphylen eben aus diesem Grund reduziert erscheint.

Über die Embryologie des Symphylen-tracheensystems ist meines Wissens nichts bekannt, aus der Morphologie ergeben sich keinerlei Anhaltspunkte, eine Homologie mit irgendeinem Tracheensystem anzunehmen.

Da wir die Homologieverhältnisse zum Kriterium von phylogenetischen Ansichten benützen wollen, habe ich mich bemüht, die verschiedenen Homologiebeziehungen, die auf Grund von Spekulationen und Theorien erschlossen wurden, einer Kritik zu unterziehen und von Homologie nur dort zu sprechen, wo sich tatsächlich morphologische und embryologische Beweise dafür erbringen lassen. Dabei ist es nicht zu vermeiden, daß Organe mancher Gruppen, die vielleicht allgemein homolog sind, indem ihre Tracheen Reste verschiedener Segmente eines verschwundenen viel stigmenreicheren Tracheensystems sind, als nicht homolog beurteilt werden, da eben keine Anhaltspunkte für eine Homologie vorliegen. Es dürfte aber vorteilhafter sein, in solchen Fällen lieber nicht von einer Homologie zu sprechen, wie es hier geschehen ist, als gefühlsmäßig erkannte oder erschlossene Verwandtschaftsbeziehungen ohne Beweismaterial zu behaupten. Als einziges Kriterium eines phylogenetischen Gedankenganges kann ein Organsystem ohnehin nicht gebraucht werden und da scheint es mir vorteilhafter, an Fragen, wo es versagt, das lieber einzugestehen und mit anderen Kriterien weiter zu arbeiten, als durch unzulänglich begründete Annahmen solche Lücken auszufüllen. Und so möchte ich auch die folgende Zusammenstellung aufgefaßt wissen,

die tabellarisch zeigen soll, wo wir Homologien zu finden glauben, ohne damit sagen zu wollen, daß andere nicht vorhanden sind, weil wir sie nicht erfassen konnten:

<i>Symphyla</i>		keinerlei Homologiebeziehungen.
<i>Insecta</i>	}	echte Homologie.
<i>Chilopoda</i>		
<i>Diplopoda</i>		Wahrscheinlich keine, vielleicht Kathomologie.
<i>Scorpiones</i>	}	echte, aber auch Kathomologie.
<i>Pedipalpi</i>		
<i>Araneae</i>		
<i>Opiliones</i>	}	allgemeine Homologie.
<i>Pseudoscorpiones</i>		keine nachweisbaren Homologiebeziehungen.
<i>Solpugidae</i>		
<i>Acari</i>	}	Morphologie spricht für Homologie, dagegen system. Stellung.
<i>Ricinulei</i>		

Damit glaube ich aus der großen Zahl der Konvergenzen, auf die ich immer wieder hingewiesen habe, für folgende Gruppen keine Homologie der Tracheensysteme, mit anderen Worten eine getrennte Entstehung dieses Organsystems annehmen zu müssen: *Diplopoda*-Tracheen selbständig entstanden gegenüber den *Chilopoda* und *Insecta*, auch selbständig von den *Arachnoiden*. Aus den verschiedenen Tracheensystemen der Spinnentiere lassen zunächst die *Acari* und *Ricinulei* keinerlei Homologie mit den übrigen Arachnoiden erkennen, desgleichen wohl auch die Solpugiden, während für die übrigen Arachnoiden unsere heutigen Kenntnisse der Anlage und des Baues der Tracheensysteme nicht ausreichen um zu entscheiden, wie weit hier Homologien vorliegen, da man auch heute meines Wissens nicht stichhaltig entscheiden kann, wie das Verhältnis Fächertracheen-Tracheen zueinander ist. Hier klappt eine Lücke, die die Anwendbarkeit der Tracheenhomologie als phylogenetisches Kriterium für die Arachnoiden unzulänglich macht.

Damit glaube ich die Homologie aller Arthropodentracheen verneinen zu müssen und gezeigt zu haben, daß man es hier mit einigen selbständigen, getrennten Entwicklungsreihen zu tun hat.

Die Homologie der Arthropodentracheen wird gefordert von einer Theorie, die seit HÄCKEL als Stammformen der Arthropoden die Onychophoren annimmt: der *Peripatus*-Theorie. Es müssen daher auch die Tracheen dieser Gruppe verglichen werden, um die Beziehungen dieser Tracheen zu den Arthropodentracheen beurteilen zu können.

Während eine Menge von Kriterien gegen die Arthropodennatur der Protracheaten spricht, wurde und wird immer das Vorkommen von

Tracheen als Merkmal von besonderer Beweiskraft für eine Verwandtschaft der Onychophoren und der Arthropoden angeführt. Eine Beurteilung dieser Beziehung ist nur auf Grund eines Vergleiches der Arthropodentracheen mit denen von *Peripatus* möglich.

Als ein charakteristisches Merkmal der einzelnen Tracheen haben wir die Konstanz der Topographie und die Verhältnisse der Ventilationsräume in allen Arthropodentracheen gefunden. Lassen sich also Ähnlichkeiten in der Lage der Atemöffnungen von *Peripatus* und im Bau der Tracheen finden, die auf eine Homologie der Arthropodentracheen weisen?

Bei *Peripatus* liegen die Stigmen in vier unregelmäßigen Reihen, von denen der ersten eine subdorsale, der zweiten eine latero-ventrale Lage zukommt, während auf der Ventralseite jederseits der Mediane zwei Reihen vorkommen. Vgl. Abb. 18. Wie gesagt, handelt es sich um unregelmäßige Reihen, eine bestimmte Lage am Körper wird nicht eingenommen.

Für die Arthropodentracheen ist ferner bezeichnend, daß sich nie mehr als ein Paar Stigmen auf einem Segment findet. Ganz anders ist dies bei *Peripatus*: GAFFRON (1883) zählt 85 pro Segment bei *Peripatus edwardsi*. DAKIN (1920) stellte bei *Peripatoides* mit Bestimmtheit 32 dieser winzigen Atemlöcher auf einem Segment fest. Wenn Homologie als Gleichheit der Lagebeziehungen definiert wird, so kann hier von einer solchen wohl nicht die Rede sein.

Sehr interessant ist der Bau der *Peripatus*-Tracheen: Von einer winzigen Epidermisgrube, die nicht einmal die Schichte der schiefen und gekreuzten Muskel ganz durchbohrt und in die transversalen gar nicht mehr eindringt (also ganz oberflächliche Lage des Vorraums) gehen Bündel von Tracheen aus. Diese Stigmentaschen sind von kubischen Zellen ausgekleidet, die direkt in Epidermiszellen übergehen, innen findet sich eine chitinige Intima. Gerne wurden diese Tracheentaschen mit solchen von *Julus* verglichen: Von einer Ähnlichkeit kann keine Rede sein, da die Tracheentasche einen relativ großen Ventilationsraum darstellt, im Vergleich zu dem der Onychophoren winzig und vor allem ganz oberflächlich gelegen ist. Von den verschiedenen Differenzierungen der Diplopodentracheentaschen findet sich keine Spur. Die abgehenden Tracheen besitzen eine gleichbleibende Weite, dünne Matrix und eine sehr dünne Intima mit Spiralverdickung. Obwohl sich die winzigen Tracheen zu Bündelchen zusammenlegen, — solche kommen besonders im Kopfe und zur Versorgung der Ganglien vor, — findet man nirgends die langen Stränge, die für die kleinkalibrigen Tracheen der Arthropoden so charakteristisch sind.

Während eine Verzweigung der englumigen Tracheen der Arthropoden nicht beobachtet wurde, kann man eine Verästelung der *Peripatus*-Tracheen feststellen. (DAKIN (1920).

Besser als langatmige Beschreibungen geben Bilder Vorstellungen der Unterschiede der Tracheen; dagegen geben Querschnitte durch die Epidermisgrube ganz falsche Vorstellung, wenn man nicht die Größenverhältnisse und topographischen Beziehungen berücksichtigt. Abb. 18.

Außer der Tatsache, daß *Peripatus* ectodermale Einstülpungen, »Tracheen« besitzt, läßt sich kein Punkt im Bau und Lage dieser Organe finden, der einigermaßen auf eine Homo-

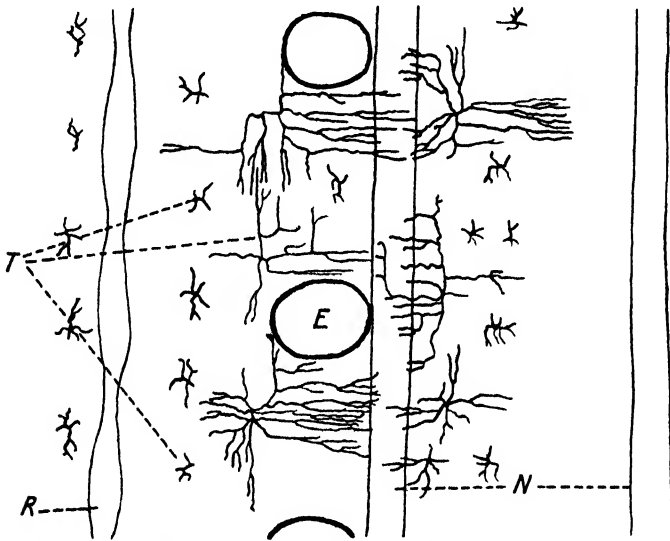


Abb. 18. Tracheensystem der Onychophoren: *Peripatoides occidentalis* nach DAKIN (1920), pl. 2, fig. 6. Innere Körperwand. Man sieht die kleinen unregelmäßig angeordneten Tracheen, drei verschiedene Ausbildungsstufen (T). R Rückengefäß, E Extremitäten, N Nervensystem. Man beachte die große Anzahl von Tracheen auf einem Segment.

logie der *Peripatus*-Tracheen mit denen der Arthropoden deuten würde. Alle Kriterien, die sonst zur Feststellung der Homologie herangezogen werden können, wie die Lage der Stigmen, Anordnung am Segment, Bauplan des Tracheensystems, Bau der Ventilationsräume, zeigen vollkommen verschiedene Verhältnisse, so daß wir in den Tracheen von *Peripatus* nichts anderes sehen können als eine Analogie.

Die alte Anschauung der Herleitung der Arthropodentracheen von *Peripatus*-Tracheen vermag einer vergleichend-morphologischen Kritik nicht standhalten. Diese Ableitung würde eine Homologie aller Tracheensysteme der Arthropoden fordern, für die sich keine Beweise finden lassen, was die morphologische Beurteilung der Onychophorentracheen bestätigt.

Literatur. über *Peripatus*-Tracheen.

BOUVIER, E. L., 1905: Ann. Sci. Nat. Zool. (9). Bd. 2, S. 23. DAKIN, W. J., 1920: Proc. Zool. Soc. London. S. 375. MOSELEY, H. N., 1874: Phil. Transact. Roy. Soc. Bd. 164, S. 763. SCHNEIDER, C., 1902: Lehrbuch der Histologie. SPENCER, B., 1909: Proc. Roy. Soc. Victoria. Bd. 31. HANDLIRSCH, A., 1919: In: SCHRÖDER, Handb. d. Ent. Bd. 3, Phylogenie, S. 307ff. Ders., 1926: In: KÜCKENTAL, Handb. d. Zool. Bd. 3, S. 211ff.

Theorien der Tracheenentstehung.

Die Vorstellungen über die Entwicklung der Tracheensysteme sind eng verbunden mit der Frage ihrer Homologie; deshalb sollen im Anschluß an diese kurz die einzelnen Theorien über die Entstehung der Tracheen behandelt werden. Dabei handelt es sich größtenteils um Spekulationen und phylogenetische Konstruktionen, hier sollen nur die Unterlagen diskutiert werden; das Problem, die Entstehung der Tracheen in den einzelnen Arthropodenreihen zu erfassen, kann beim heutigen Stand der Kenntnisse von einer solchen Kritik nicht erwartet werden.

Entstehung der Tracheen aus Segmentalorganen:
Nephromixium-Tracheentheorie.

Der berühmte Anatom BÜTSCHLI wies als erster auf die Möglichkeit einer Ableitung der Insektentracheen von Segmentalorganen der Anneliden. Dieselbe Ansicht vertraten SEMPER (1874), MEYER, P. (1875), CARRIERE (1897), LANG (1903), HANDLIRSCH (1919), LEHMANN (1924). Am eingehendsten hat sich LEHMANN mit dieser Frage beschäftigt, der auch embryologische Untersuchungen zu diesem Problem durchführte. CARRIERE (1897) faßt die Hypothese so, »die Stigmenanlagen, natürlich auch die mit anderweitig geänderter Funktion, seien auf segmentale Exkretionsorgane (selbstverständlich nur auf deren Ausführungsgang, soweit dieser ektodermalen Ursprungs ist) zu beziehen und die Ähnlichkeit mit Nephridien ist allerdings zur Zeit der medialen vorwärtsgerichteten Schläuche eine ganz auffallende«. Einige Autoren haben die Theorie modifiziert.

Um die embryologische Seite des Problems hat sich LEHMANN (1924) bemüht. Er konnte an der Embryonalentwicklung von *Carau-rius morosus* einen Parallelismus in der Entwicklung der Tracheeneinstülpungen und der Bildung der Nephromixien von *Peripatus* aufzeigen. Da wie dort bildet das Ektoderm eine Einstülpung, stößt nach innen gegen ein Cölomdiverdikel, umwächst dann bei *Peripatus* in doppelt geknickten Verlauf die mesodermale Trichteranlage, bei *Carausius* um

den Gonodukt herum und wächst dorsal und medianwärts aus. Während es aber bei *Peripatus* zu einer Verschmelzung des ekto- und mesodermalen Abschnittes des Nephromixiums kommt, bleibt es bei *Carausius* bei der vorher beschriebenen topographischen Beziehung, indem aus der Bogentasche die Visceraltrachee wird und der Gonodukt caudal auswächst. Diese topographische Beziehung würde erklärt durch die Annahme, daß die Trachee eben aus dem ektodermalen Ausführungsgang hervorgeht und der Gonodukt ein Derivat des mesodermalen Nephromixiums darstellen würde. Diese Ansicht haben in anderem Zusammenhang HEYMONS (1890) und WHEELER (1893) ausgesprochen. Bei der Embryogenese der Geschlechtsorgane entstehen nämlich aus diesem ventralen Cölomdivertikel »die Terminalampullen«, im zehnten und siebenten Segment. Das Auftreten von mehreren solchen Terminalampullen bringt HEYMONS zu der Ansicht, »die Terminalampullen seien bei den Insektenvorfahren in großer Anzahl segmental angeordnet gewesen«. Diese segmentale Lage und der Umstand, daß sie aus demselben Teil des Cölomsäckchen entstehen, macht eine Homologie dieser Teile des Insektencöloms mit den Nephridien der Anneliden wahrscheinlich.

Die Embryologie bietet also folgende Argumente für die Nephromixium-Tracheentheorie:

- a. Die Entwicklung der ektodermalen Einstülpung der Tracheen entspricht den Vorgängen bei der Nephromixienbildung. (Gleiche Lage, topographische Beziehung zum Cölomdivertikel) LEHMANN (1924).
- b. Die Terminalampullen der Gonaden scheinen den Nephridien der Anneliden homologe Bildungen zu sein, womit auch der mesodermale Anteil des Annelidennephromixium bei den Insekten nachgewiesen wäre, HEYMONS (1890), WHEELER (1893).

Gegen diese Argumente kann man einwenden, daß in der Embryonalentwicklung nur eine topographische Beziehung beobachtet wird und eine einwachsende Ektodermeinstülpung gegen das Cölom stoßen muß, ohne daß damit mehr als eine mechanische Beziehung gegeben ist.

Vergleichend morphologisch läßt sich die Nephromixiumtheorie in folgenden zwei Punkten prüfen:

- a. Entsprechende segmentale Lage. Diese ist sowohl für die Tracheeneinstülpung als auch für die fraglichen embryonalen Gebilde vorhanden.
- b. Kommen andere Derivate der Nephromixien auf einem Segment vor, auf dem sich Tracheeneinstülpungen finden?

Als solche Derivate der Nephromixien werden angesehen: Spinn-drüsen (BÜTSCHLI), Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane, Speicheldrüsen (GRUBE und LEYDIG, MEYER), Coxaldrüsen, Malphigische Gefäße (BÜTSCHLI, GEGENBAUR).

Für die Auffassung der Coxalorgane und der Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane als Derivate der Nephromixien liegen zahlreiche Anhaltspunkte vor. Anders steht das mit den übrigen Organen, von denen wir daher absehen, so hat ein Versuch MEYERS, die Homologie dieser Organe, besonders Speicheldrüsen mit Tracheen anzusehen, zu unhaltbaren Konsequenzen geführt, die schon PALMEN (1877) zurückwies.

Wenn wir uns also auf die Coxaldrüsen und die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane beschränken, so ist ein Postulat der Nephromixium-Tracheentheorie, daß auf keinem Stigmen tragenden Segmente diese Organe vorkommen: bei den Insekten liegt die männliche Geschlechtsöffnung am neunten Segment, während das letzte Stigma am achten Segment liegt. Anders beim Weibchen: hier liegt die Geschlechtsöffnung am siebenten, also auf einem Tracheen tragenden Segment, doch soll die weibliche Geschlechtsöffnung verlagert sein, wodurch der Lage der Geschlechtsöffnung keine solche Bedeutung zukommen würde. Bei den Chilopoden liegen die Genitalöffnungen beider Geschlechter auf Segmenten, die keine Stigmen tragen. Auch die Coxaldrüsen finden sich in beiden Ordnungen nie auf Stigmen tragenden Segmenten.

Beschränkt man die Theorie auf die Insekten und Chilopoden, so erscheint sie haltbar, auf andere Ordnungen erweitert, stößt sie auf Widersprüche: so finden sich bei den Diplopoden Genitalöffnungen auf einem Stigmen tragenden Segment, ebenso bei vielen *Arachnoiden*.

Eine allgemeine Bedeutung für die verschiedenen Arthropodenklassen, die die selbständige Entstehung der Tracheen aus dem gleichen segmentalen Organ erklären würde, kommt ihr also nicht zu.

Hypothese der Entstehung der Tracheen aus Hautdrüsen.

Im Zusammenhang mit der Annahme der Homologien der *Peripatus*-Tracheen mit denen der Arthropoden wurde eine Entstehung der Arthropodentracheen aus Hautdrüsen über die *Peripatus*-Tracheen ausgedacht, MOSELEY (1874), HUTTEN (1876), PALMEN (1877), WEISSENBORN (1887), LANG (1888), KENNEL (1891), HAECKEL (1896) und viele andere.

Hautdrüsen, die wir bei den Arthropoden sehr verbreitet und in großer Mannigfaltigkeit finden, sollen von der Abscheidung von Sekreten und Exkreten zur Abscheidung von Kohlensäure übergegangen

sein, wofür die Füllung der Tracheen geschlossener Tracheensysteme der aquatischen Larven mancher Insekten mit Kohlensäure vor der Kommunikation mit der Außenluft durch die Stigmen angeführt wird.

Gegen einen Funktionswechsel dieser Art lassen sich aber schwere Bedenken erheben: ein Drüsenepithel mit seinen voluminösen, der Sekretbereitung dienenden Zellen ist von vornherein zum Gasaustausch sehr wenig geeignet, zumal eine Abscheidung von CO_2 stets, so weit wir wissen, nicht durch »Exkretion«, sondern durch Diffusion erfolgt. Ein Funktionswechsel von einer Drüsenzelle, die auf Sekretbereitung eingestellt ist, zur dünnen Epithelzelle, wie sie für den Gasaustausch optimal ist, erscheint als gewaltiger Sprung im Bau und im Stoffwechsel einer Zelle.

Limulus-Theorien.

Die ältere *Limulus*-Theorie nimmt eine Entstehung der Arachnoidentracheen aus Fächertracheen an, die sie von *Limulus*-Kiemen ableitet, LANCESTER (1881), MAC LEOD (1884), KINGSLEY (1885), PURCELL (1909) u. a. Diese Theorie stützt sich auf die Homologie von Fächer- und Röhrentracheen, ein Beweis, daß die Fächertrachee das ältere Organ darstellt, steht aus. Übrigens hatte man nicht ganz richtige Vorstellungen vom Bau der Fächertracheen, man sprach von Lungenblättern, Lamellen, während tatsächlich Einstülpungen vorliegen, worauf auch KÄSTNER 1928 hingewiesen hat.

Im Gegensatz dazu steht die neuere *Limulus*-Theorie von VERSLUYS und DEMOLL (1919—1922), die eine Ableitung der Fächertracheen der Arachniden von Röhrentracheen annimmt, wobei VERSLUYS sich als Übergangszustand, »eine Kombination von typischen Tracheen und Buchtracheen denkt, indem der Anfangsteil der im übrigen typischen Tracheen als Buchtrachee mit Lungenblättern differenziert war, und zwar kann man das für alle am Abdomen mündende Atmungsorgane annehmen«. Die Tracheen denkt sich VERSLUYS hervorgegangen aus Myriopodentracheen, die er von *Peripatus* ableitet. Zu dieser Ansicht haben wir schon Stellung genommen, vgl. S. 355, 362.

Die groß angelegte geistvolle Theorie stützt sich größtenteils auf phylogenetische Überlegungen der Gesamtorganisation der Tiere.

(Hypothese der Tracheenentstehung bei der Landtierwerdung.

Als letzte der Hypothesen, die sich mit der Frage der Entstehung der Tracheen beschäftigen, möchte ich eine Hypothese der Entstehung

der Tracheen durch Oberflächenvergrößerung respiratorischer Hautstellen vorschlagen, die auf HATSCHEK (1877) zurückgeht.

Die Hypothesen der Tracheenentstehung aus Segmentalorganen oder Hautdrüsen setzen einen Funktionswechsel voraus, über den man diskutieren kann, dessen Realisierung aber nirgends gegeben ist. Diese Schwierigkeit existiert nicht bei unserer Hypothese: wir haben einige Beispiele, die uns zeigen, wie Atemorgane durch Ektodermeinstülpung geschaffen werden, ohne daß diese Organe von irgendwelchen anderen Einstülpungen herkommen.

Die primitive Form der Respiration, die Hautatmung wird durch Ausbildung des chitinösen Teguments unmöglich; Hautatmung findet man daher bei den Arthropoden nur bei sehr kleinen und schwach chitinierten Formen, während bei Arthropoden mit normalem Chitinskelett Tracheen oder lokalisierte Respirationsepithelien vorkommen, die bei Arthropoden, die in großer Luftfeuchtigkeit leben, als einziehbare oder dauernde Hautausstülpungen ausgebildet sind, z. B. die Coxalsäckchen mancher Diplopoden (*Colobagnothae*, *Lysioptaloidea*). Geringe Luftfeuchtigkeit beschränkt die Funktionsmöglichkeit solcher ausgestülpter respiratorischer Epithelien. Der erfolgreichste Weg zum Schutze derselben ist die Verlagerung in das Innere des Körpers; die meisten Trockenluftatmungsorgane sind solche versenkte respiratorische Epithelien.

Solche Verlagerung der respiratorischen Epithelien findet man allgemein im Tierreich beim Übergang von feuchthäutigen zu Trockenlufttieren und vor allem beim Übergang vom Wasser- zum Landleben.

Ein rezent es Beispiel einer solchen Entstehung eines versenkten Atemepithels besitzen wir bei den Landisopoden. Die Mehrzahl der Isopoden sind Wasserbewohner und atmen mittels respiratorischer Epithelien an den Pleopoden. Bei der Landtierwerdung dieser Tiere kam es zu einer Versenkung derselben in das Innere, es entstanden die sogenannten Trachealorgane. Verschiedene Arten repräsentieren die verschiedenen Entwicklungsstufen der Entstehung dieses Organes, es handelt sich dabei um mehr oder minder verästelte Hohlräume innerhalb der Pleopoden. Andere Beispiele der Versenkung respiratorischer Epithelien bei der Landtierwerdung berichtet HARMS (1929) für Landcrustaceen. Bei diesen kommt es zu einer Vakuolisierung und schwammigem Aufbau der Kiemenhöhlenwand. Sehr interessant sind auch analoge Verhältnisse bei Landpolychaeten (*Lycastis*), die sich durch starke Verdickung der Cuticula gegen zu große Evaporation schützen:

neben der Ausbildung von Atemblättchen kommt es zur Entwicklung von Einstülpungen, die sich verzweigen. HARMS urteilt »sie machen durchaus den Eindruck von Tracheen«.

Selbstverständlich handelt es sich hier nur um Analogiefälle, die aber zeigen, wie tracheenähnliche Bildungen entstehen, wenn aquatische Formen zu Landtieren werden.

Solch ein analoger Fall der Landtierwerdung liegt aber in der Geschichte der Arthropoden vor: die meisten Forscher stimmen heute wohl darin überein, daß die Landarthropoden von aquatischen Formen abstammen und nicht von Onychophoren. Als solche aquatische Stammformen werden seit HANDLIRSCH (1919) die Trilobiten angesehen. Bei der Landtierwerdung dieser trilobitennahen Formen muß sich die Tracheenentstehung vollzogen haben, und da ist es naheliegend, als Modell der Entstehung solcher Luftatemorgane die Fälle heranzuziehen, wo bei rezenten spezialisierten Formen Wasserarthropoden zum Landleben übergehen bzw. übergegangen sind. (Es ist natürlich möglich, daß solche Einstülpungen von vorhandenen Falten und Einstülpungen, z. B. Ausführungsgänge der Segmentalorgane ausgegangen ist.)

Diese Hypothese steht im Einklang mit unserer morphologischen Feststellung, daß die Arthropodentracheen nicht homolog sind und bei einigen Stämmen selbständig entwickelt wurden. Es ist leicht einzusehen, daß bei den verschiedenen Tribolitenahnen der Arthropodenstämme diese Tracheenentstehung unabhängig voneinander und einige Male erfolgte. Dadurch wird vielleicht die Nichthomologie der Arthropodentracheen durch eine Hypothese, die im besten Einklang mit der Tribolitentheorie steht, verständlich.

Aus den Ergebnissen der morphologischen Untersuchung ergab sich aber, daß manche Tracheen später auch in der phylogenetischen Entwicklung entstanden sind, z. B. bei den Acariden.

Literatur.

- BÜTSCHLI, 1870: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20, S. 550—551. HANDLIRSCH, A., 1919: Phylogenie. In: SCHRÖDER, Handb. d. Entomol. Bd. 3, S. 307—349. Ders., 1926—1927: Phylogenie der Arthropoden. In: KÜKEN-
THAL, Handb. d. Zool. Bd. 3, S. 243—261. HARMS, I. W., 1929: Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 131, S. 294—302. HATSCHKE, B., 1877: Jenaische Zeitschr. f. Naturk. Bd. 11, S. 135. HUTTON, F. W., 1876: Ann. mag. Nat. hist. (4). Bd. 13, S. 361—369. KENNEL, J., 1891: Schriften Naturforsch. Ges. Dorpat. Bd. 6. LANG, A., 1888:

Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbell. Tiere. LEHMANN, F. E., 1924: Kenntnis und Entwicklungsgeschichte von *Carausius morosus*. MEYER, P., 1876: Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 10, S. 125 bis 221. PALMEN, J. A., 1877: Zur Morphologie des Tracheensystems. SEMPER, C., 1874: Arb. zool. zoot. Inst. Würzburg. Bd. 2, S. 25—76. VERSLUYS, J., 1919: Paläont. Zeitschr. Bd. 5, S. 292. Ders. und DEMOLL, R., 1922: Erg. Fortschr. Zool. Bd. 5, S. 67—388.

Zusammenfassung.

Aus der vergleichenden Morphologie der Tracheen ergab sich, in den Tracheensystemen der verschiedenen Arthropodengruppen nicht homologe, sonder analoge Bildungen zu sehen, die eine Fülle von Konvergenzen zeigen.

Die Nichthomologie der Tracheen ist aber unvereinbar mit der alten Myriopodentheorie, die eine Abstammung der Insekten aus Myriopoden ausgehend von *Protracheata* (*Onychophora*) behauptet. Würde diese Theorie zutreffen, müßten die Tracheen dieser Ordnung homolog sein, was nicht der Fall ist (S. 361—362), womit der Hypothese ein bedeutender Widerspruch entsteht.

Die Nichthomologie der Tracheen der verschiedenen Gruppen (S. 360) kann ihre Ursache in einer selbständigen Entwicklung der Tracheensysteme der verschiedenen Arthropodenstämme haben, wofür auch das Vorkommen von sekundären, sicher selbständigen tracheenartigen Bildungen bei den Acariden (S. 345, aber auch bei Crustaceen (Trachealorgane der Isopoden) spricht. Eine große Anzahl von Konvergenzen (S. 313, 336, 344, 348) erklären die großen Ähnlichkeiten der Tracheen, die aus verschiedenen Ausgangspunkten sich zu ähnlichen Bildungen entwickelt haben.

In der selbständigen Entwicklung der Tracheensysteme erblicke ich ein sehr wesentliches Argument für die Hypothese der getrennten und selbständigen Entwicklung der Arthropodenreihen aus gemeinsamen atracheaten Stammformen, aus aquatischen Arthropoden, mit anderen Worten für die Trilobitentheorie HANDLIRSCHS.

The males of lac and pseudo-lac insects.

By

S. Mahdihassan.

With 18 Figures in the text.

Until 1923, the old genus *Tachardia* included many unrelated scale insects secreting products with different physical properties. I consequently separated them into two genera, lac and pseudo-lac insects, while CHAMBERLIN (1923), working independently as a systematist, arrived at a similar conclusion and divided them, better still, into two tribes. So far, however, all observations are exclusively made on the female in its adult stage and it is proposed here to show the difference between their respective males and to contrast the secretion products of their puparia.

When the female cell of a true lac insect is treated with cold caustic alkali solution the main secretion or resinous portion dissolves without, however, leaving the body quite bare. On the dorsal surface fine pencils of hard wax apparently so cover the true lac insect that the object appears frosty white. TSCHIRCH's Fig. 255 in his *Handbuch der Pharmakognosie* Vol. 3, p. 970 may here be consulted. Besides the presence of this wax, the main constituent of the cell or the lac shows characteristic properties. It swells slightly but very soon dissolves in alkali solutions, however the imbibition power is so small that no entomologist would have observed it unless he had previously informed himself of LAURIE's and RANKIN's contribution on the subject.

In contrast with the true lac cell the pseudo-lac cell when similarly treated is conspicuous by the relative absence of wax on the dorsal surface and during the treatment by the enormous degree of swelling. A portion of the pseudo-lac material goes into solution while the rest of the exudation coat swells, becomes transparent like gelatine and now forms a loose jacket around the insect body and is no longer in close con-

tact with the body surface. Fig. 1 shows the dorsal view of a pseudo-lac cell of *Tachardina lobata* CHAMB., on *Guazuma tomentosa*, Bangalore, Aug. 30, 1921. Around the cell margin, *c. m.*, Fig. 2 are seen, in all, eight projections, one on either side anteriorly, marked 1 outside the cell outline and posteriorly three on either side, likewise indicated by numbers 2 to 4. Fig. 1 shows these projections, dorsally seen, although they are not lettered there.

A full grown cell of *T. lobata* from *Santalum album*, Bangalore, Aug. 17, 1925, was treated with cold caustic alkali solution and is shown lying on its back in Fig. 2 and thereby better exposing the exudation



Fig. 1. Pseudo-lac insect, *Tachardina lobata*. full grown female cell.

of wax to be seen ventrally. Through the transparent coat of swollen pseudo-lac are seen sixteen conical bundles, being bunches or bundles of wax pencils, *w. p.*, secreted from patches of pores around the basal region of the body. There are two kind of bundles of wax pencils, four larger, each within the projections marked 1 to 4 on the right side and among them four smaller ones not marked but easily seen. The patches of glandular pores or the seats of the origin of these conical bundles of wax pencils have been illustrated by CHAMBERLIN who calls them margin duct clusters. GREEN also states, "of these clusters the first, fifth, sixth and seventh are larger than the others" corresponding to the different size of conical bundles just mentioned.

The swelling of the pseudo-lac cell as seen in Fig. 2 is not confined within the same plane and this point has to be remembered on seeing

the illustration. All the conical bundles, *w. p.*, were in contact with the body wall, *b. w.*, of the insect but are now separated by the intervening space on account of the swelling. Such a space does not seem to divide the conical bundles equally from the body wall for in the figure they are not all in the same plane as the positions shown by *w. p.* and *b. w.* In Fig. 2 the outline of the insect body is shown by the larger dotted outline *b. w.*, which encloses within an area shown with finer dots being the ventral surface, *v. s.*, of the skin in actual contact with the surface of the twig. Within this area is again seen dark patches of soft wax, *s. w.*, secreted by the wax pores ventrally situated near the spiracles.

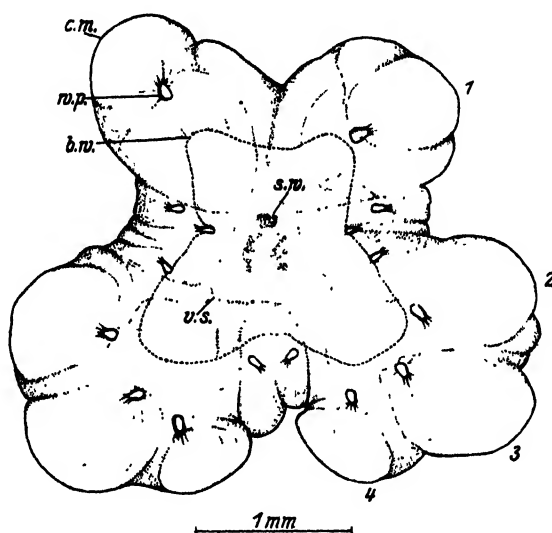


Fig. 2. Pseudo-lac insect, *Tachardina lobata*, full grown cell treated with alkali solution and seen on its back.

These observations on the identification of conical wax bundles and imbibition of pseudo-lac even where there are no characteristic wax bundles enable the identification of pseudo-lac material in small microscopic quantities when carried out under a microscope and is particularly applicable to the study of the male cell or the puparium when the adult has evacuated and the cell has been also damaged.

After this preliminary study of the female cell the puparium of the pseudo-lac insect may be considered. The puparium of the genuine lac insect is flat and long or in the words of GREEN "more or less slipper shaped in form". That of the pseudo-lac insect is so much raised at its posterior extremity as to be "strongly suggestive of the conventional representation of a dolphin" to quote GREEN again, who also

illustrates it. Apart from the shape the material forming the architecture of the pseudo-lac puparium as indicated above consists of pseudo-lac with its swelling property and of conical wax bundles, although not so arranged as in the female cell they are also present in the male cell.

As the puparium of the pseudo-lac cell offers nothing different from the female cell it is not illustrated here but the puparium of the genuine lac insect requires an intense study for it differs from the female cell considerably.

A full grown second stage cell of a wingless male of *Lakshadia communis* on *Guazuma tomentosa*, Bangalore, Aug. 3, 1925, is shown sideways in Fig. 3 after treatment with alcohol. The body wall, *b. w.*, of the insect is represented as dotted outline and terminating posteriorly

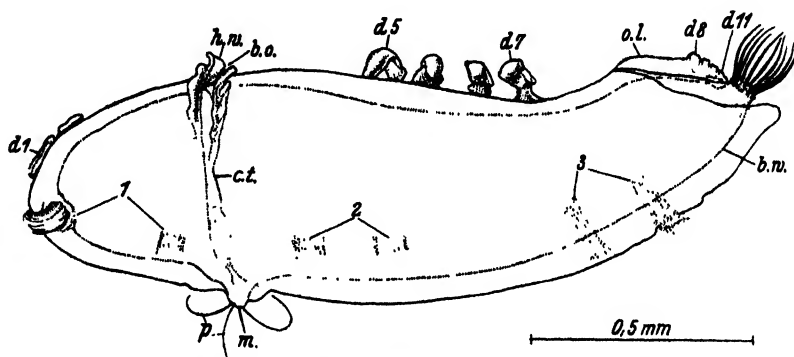


Fig. 3. Genuine lac insect, *Lakshadia communis*, cell of a second larval stage wingless male after treatment with alcohol.

by ten anal ring hairs and the outer outline, not dotted, represents the cell or the puparium. It has an opercular lid, *o. l.*, through which the male escapes by a backward exit. The surface of the skin which secretes the opercular lid is seen well raised and parallel to the corresponding outline of the opercular lid, *o. l.* The same portion of the skin is again shown in Fig. 5 divisible in four body segments responsible for the formation of the opercular lid; of these, segment 10 is lettered in Fig. 5, *sg. 10*.

Elsewhere (1925) it has been fully described that the crawling stage larva is accompanied by a shield-like armature divisible into 11 segments corresponding to 11 main body segments. These plates persist as relics after moulting has occurred and may be seen later as constituting the cell roof. Such dorsal shield wax-plates are marked in Fig. 3, *d 1*, *d 7*, *d 8*, and *d 11*, those not seen here have, on account of the treatment of alkali, fallen off from the dorsal surface. In the

crawling larva such wax-plates 1 to 11 are adjoining one another while in the stage seen here plates *d* 1 and *d* 5 show wide separation, due to a great increase in size in this portion of the body, as compared with the crawling stage. Wax-plate 6, not lettered, and more so *d* 7 incline anteriorly on account of the body posterior to them being raised. Wax-plates 8 to 11, *d* 8 and *d* 11 as indicated, remain as one unit forming the posterior portion of the opercular lid. The crawling larva wax-plates, *d* 8 and *d* 11 in Fig. 4 are again shown as dorsally viewed forming the posterior portion of the opercular lid, *o. l.*

The round body of the full grown female lac insect proper has six patches of wax pores at its equatorial or girdle region from where pen-

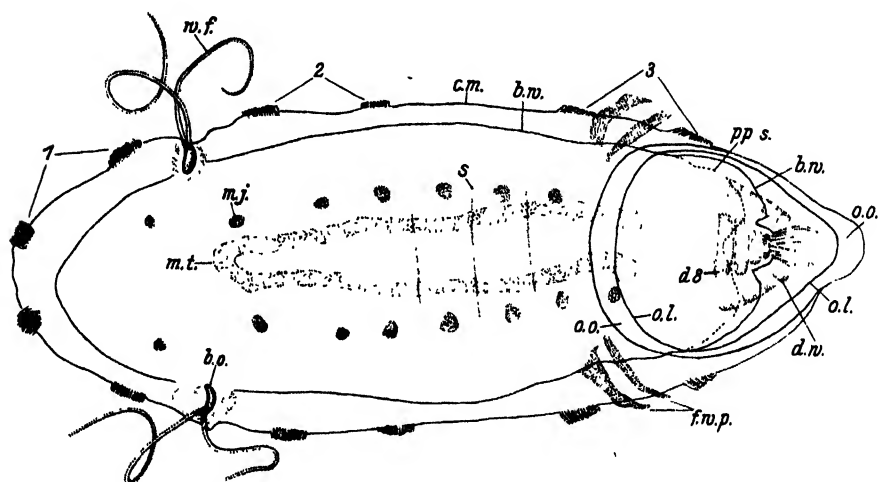


Fig. 4. Full grown cell of second stage wingless male, *Lakshadia communis*, after treatment with alcohol, Aug. 3, 1925.

cils of hard wax are secreted. In the last larval stage the female has instead on each side three pairs of much smaller patches of pores. Similarly in the male puparium there are in all six pairs of seats from where very insignificant wax pencils arise and offer an instance of sexual dimorphism. Fig. 3 shows these wax pencils numbered on one side and Fig. 4 as seen from above. The wax pencils act as skeleton supports and raise or tilt the cell in any position demanded by circumstances. The resin which mainly constitutes the cell is too fragile for this purpose particularly on leaving the skin it is still soft and hardens only later. In the case of the pseudo-lac cell the posterior portion of the puparium is very much raised so that the insect here even more requires supports to shape its home in the required position.

In order to explain other constituents seen in Fig. 3 it is necessary first to clearly explain the position of the major spiracle Fig. 5, *s.*, where it occupies its dorsal and anterior position; it lies near and below the brachial plate, *b.* These two structures are again shown in Fig. 6 and Fig. 7. The last figure moreover shows, between the brachial plate, *b.*, and the spiracle, *s.*, the canella pores, *c.*, which extend even below the spiracle. Thus a long line is formed starting with the brachial plate, followed by canella pores, then the spiracle and ending again with canella pores. The canella pores secrete a hard wax serving as an outer lining of a tube while glands around the spiracle secrete soft powdery wax which is gradually pushed out through the tube of hard wax. The mixed secretion is shown as canella tract, *c. t.* in Fig. 3, while the hard wax, *h. w.*, is better seen on the top of the cell forming an edge around the

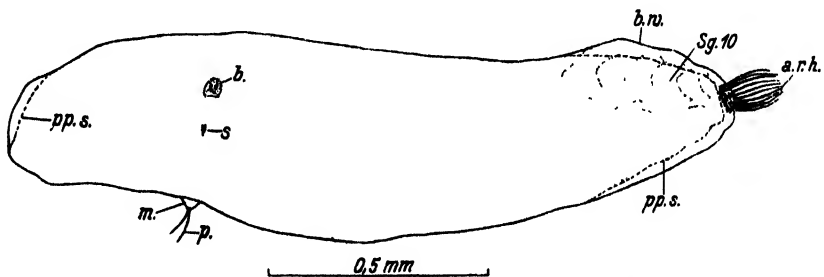


Fig. 5. Same as Fig. 5 larval body seen sideways.

brachial opening, *b. o.* This opening is maintained by the secretion of the brachial plate which gives rise to soft wax identical with that secreted from the spiracle, with the difference that the wax secreted from the spiracle crumbles into powder from want of space while that from the brachial plate arises in the form of wax filaments, *w. f.*, Fig. 4. The brachial plate and the major spiracle are best seen in Fig. 8; the actual wax pores in both are identical and so is their secretion. Their glands are thin and long and united look like a fan in shape.

When the second stage male cell is fully formed the larva about to undergo moulting first shows sign of it by the anal ring hairs being drawn within the cell as is Fig. 4. The insect may be alive or even dead, for the anal ring hairs are now seen within the cell. Fig. 4 shows a cell treated freshly with alcohol with these hairs seen below the opercular lid, *o. l.* The treatment with alcohol has dissolved out the fine cementing portion which before united the opercular lid to the rest of the dorsal surface so that as seen from above in Fig. 4 the lid, *o. l.* lies free

within the opercular opening, *o. o.*, of the cell. The outer cell margin, *c. m.*, is seen with three dark pairs of short wax pencils as secreted by the second stage larva, those of the right side are marked 1 to 3. The last pair, lettered 3, shows within, further two long pairs of wax pencils which are secreted by the first stage larva after fixation, the correspond-

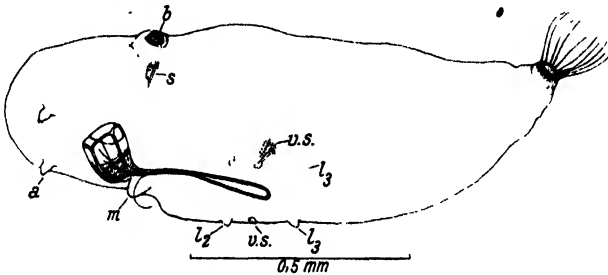


Fig. 6. *Lakshadia communis*, immature second stage larva of winged male after treatment with alkali.

ing ones of the left side are lettered *f. w. p.* (first stage wax pencil) and are really relics persisting as part of the architecture of the puparium; other wax pencils have been washed away with the alcohol and are not seen on the object. The body wall, *b. w.*, of the second stage larva is shown within the cell. The large loop shown dotted in the middle of the body represents the malpighian tubes, *m. t.*, and the two rows of dark patches are the muscle joints, *m. j.*, which are transparent

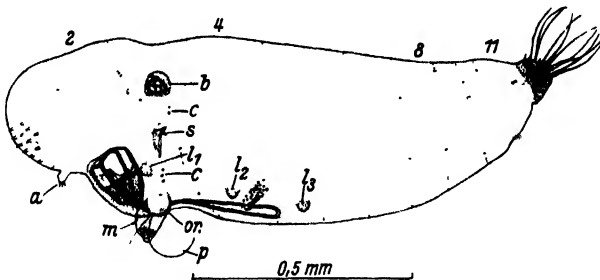


Fig. 7. Same as Fig. 6 seen sideways.

when alcohol has not acted long enough to make them opaque and thereby difficult of observation. The body is seen with three cross lines, being the body segments, *s.* Fig. 4 shows the time when the moulting is about to undergo and hence within the body wall, *b. w.*, of the second stage larva is seen, in broken outline, a portion of the propupal stage, *pp. s.*, which is still better seen both posteriorly and anteriorly in Fig. 5, being the same object later drawn sideways. Fig. 4 shows

the brachial openings, *b. o.*, like half closed eyes from which arise wax filaments, *w. f.*, secreted in the form of fragile cotton like threads, already spoken off. Fig. 5 shows the mouth, *m.*, with its proboscis, *p.*

Figs. 3 to 5 represent full grown larvae of wingless males. Fig. 6 represents on the contrary a relatively much earlier development of the second stage larva of a winged male. It is shown partly exposing the undersurface with the antenna, *a.*, the sedan-chair like head with its proboscis ending in a beak like mouth, *m.*; the last two pairs of legs *l2* and *l3* are lettered each containing between them the ventral spiracle, *v. s.* The brachial plate, *b.*, with the adjoining major spiracle, *s.*, is seen on the dorsal region. This specimen is again shown sideways in Fig. 7 with the body segments shown as best as could be studied in

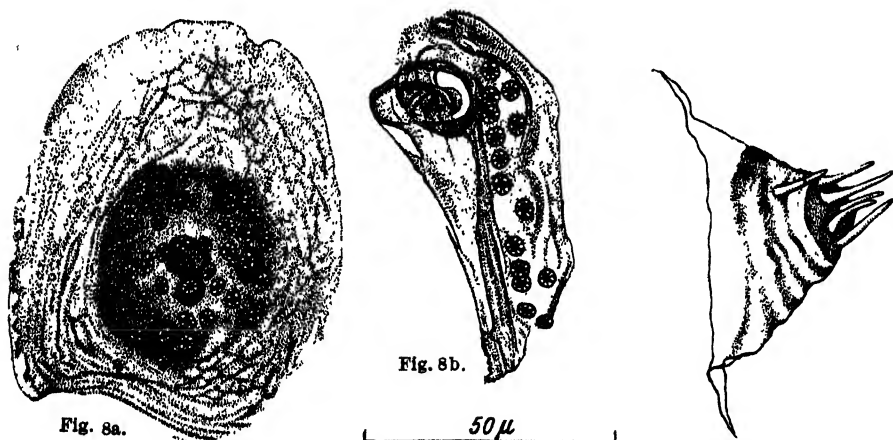


Fig. 8. Brachial plate and major spiracle of second stage larva of winged male *L. communis*.

Fig. 9. An antenna of the specimen as Fig. 8.

such a preparation where 2, 4, 8 and 11 are marked. Segment 1 shows below nail like projections being the glandular pores which secrete a special hard wax on the ventral surface. Segment 3 contains the brachial plate, *b.*, with the canella pores, *c.*, in two rows followed by the major spiracle, *s.*, and lastly by a further row of canella pores, *c.* To the left of this last row of canella pores is shown the first pair of legs, *l1*. Segments 4 and 5 show on their ventral surface the other two legs *l2* and *l3* respectively. Between the last pair of legs lies the ventral spiracle not lettered here. The head is self evident, the mouth is marked *m.* and is seen with a proboscis and oral lobes, *or.*; of these there are four of which only one of the larger pair of one side is shown.

Fig. 8 shows, of another specimen, the major spiracle marked 8a, and the brachial plate Fig. 8b. Fig. 9 shows the antenna of the same

specimen and Fig. 10 its canella pores as they were observed there in a small patch near the head, i. e., they do not represent all the canella pores. From the pores arises the hard wax already spoken off and Figs. 8

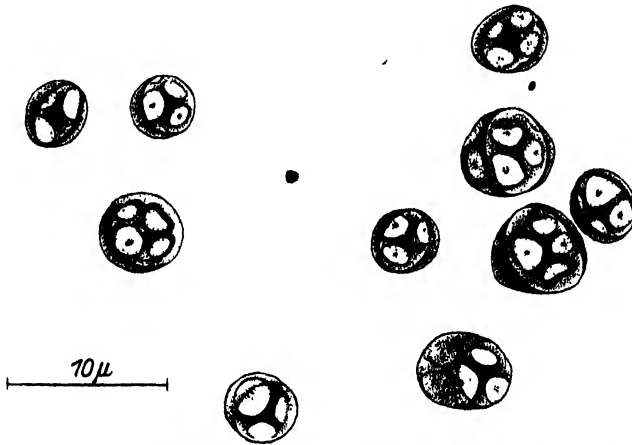


Fig. 10. Canella pores near the head of the same specimen as Fig. 8.

and 10 show the contrast between the nature of the pores which correspondingly give rise to different secretion products.

When the second moult has occurred the propupal stage secretes a special thin crust of wax almost like a fine crystalline layer. This wax forms a special lining within the cell and a portion of it is shown at the

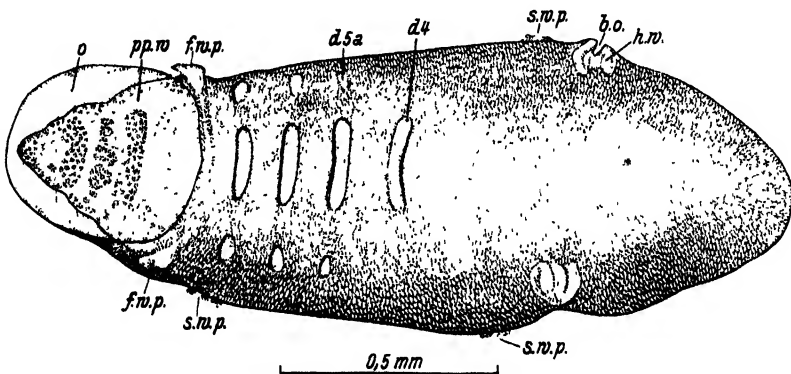


Fig. 11. *Lakshadia communis*, wingless propupal male with its cell after treatment with cold alkali solution, Aug. 14, 1925.

opercular opening with the propupal wax marked, *pp. w.*, Fig. 11, after the opercular lid was carefully removed for the purpose of illustration. When the lid is dissolved with alcohol the cell nevertheless retains its shape fully and a hard wax like that secreted by *Ceroplastodes* insects is left behind. Fig. 11 shows such a cell consisting of the

Ceroplastodes like wax. The second stage cell wax pencils, *s. wp.*, are shown here and these so faint as to be mistaken for foreign impurities while on the contrary the first stage wax pencils, *f. wp.*, are comparatively striking. Of the first stage dorsal shield wax-plate, *d 4*, and the following three are seen; these show the central part of the plate with the side portions e. g. *d 5, a.*, widely separated. Finally the brachial opening, *b. o.*, with the hard wax, *h. w.*, lining the opening are both seen clearly.

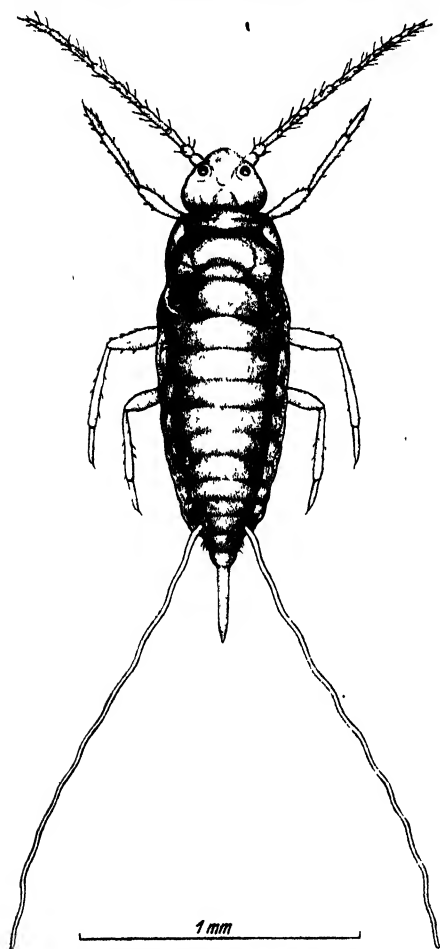


Fig. 12. *Lakshadia communis*, wingless male, Aug. 12. 1923.

The above observations enable us to carry out similar tests with broken parts of cells under the microscope and differentiate material formed by genuine or pseudolac insects, be they the larvae of the male or the female insects. The conclusion is therefore evident that a great physiological difference exists between the two groups of insects. It was but natural to expect a difference of some sort would also divide the males morphologically. From this standpoint the following observations were made.

During the non-monsoon season the females of the true lac insect, *L. communis* receive relatively little moisture which induces the forthcoming generation to be divided into females which preponderate and males which are all wingless.

Mother insects feeding during the monsoon generation, however, give rise usually to winged males only and the species multiplies when there is a sex reversal but sometimes there are females and at the same time wingless males. The presence of females with winged males in the entire absence of wingless males has so far not been observed. In fact when in a colony comprising of winged males a rare occurrence of wingless male was found, on search a female cell in such a colony was at the same time also discovered; thus it seems

impossible to expect among lac insects proper the presence of females together with winged males only. This does not quite support the statement of IMMS and CHATTERJEE who are the only previous observers on this debatable point; they write: "The second generation consists of wingless forms only. Although the first generation usually consists of both winged and wingless forms we have bred whole broods of either one or the other only". Since they do not anywhere mention

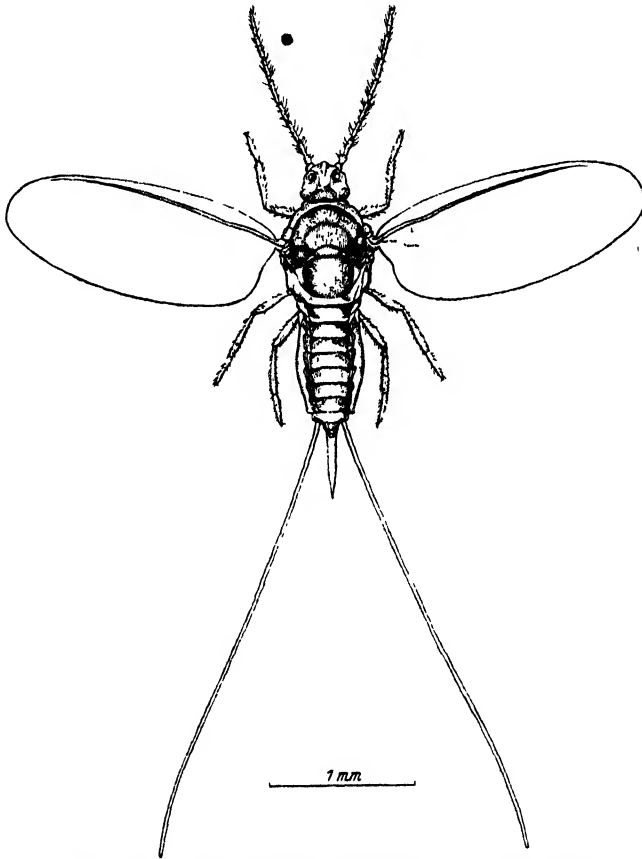


Fig. 13. *Lakshadia communis*, winged male, March 18, 1923.

of the existence of a pure generation of winged males without the presence of females it may be assumed their statement implies the occurrence of winged males in a colony where females were also present which so far has shown to be non existing and leaves the impression that a few wingless males which must have been also there were overlooked.

Pseudo-lac insects also show variations in sex ratios but not to the same extent as *L. communis*. Contrary to the latter females are always present and the males are invariably winged.

Fig. 12 shows the wingless male of *L. communis* reared in Bangalore on Aug. 12, 1923. Fig. 13 represents a winged male from a long yellow rose plant growing as a creeper in the Bungalow of Dr. COLEMAN, Bangalore, March 18, 1923, belonging to the same species. The thorax

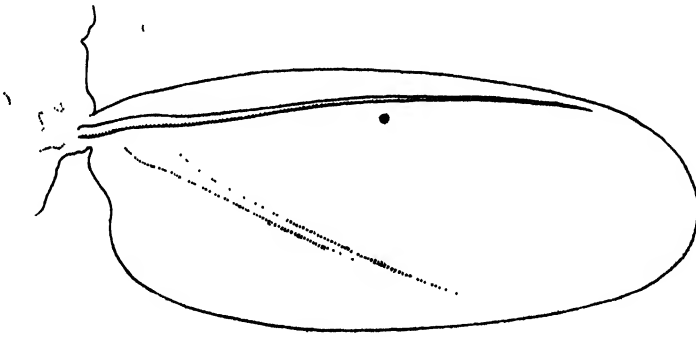


Abb. 15.

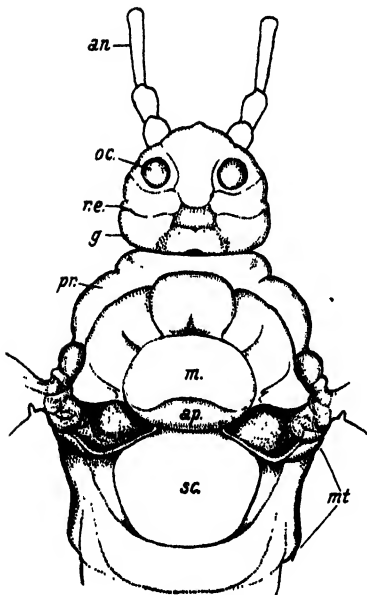


Abb. 14.



Abb. 16

Fig. 14. *Lakshadia communis*, enlarged anterior body of a winged male. *an.* = antenna, *oc.* = ocelli, *re.* = rudimentary eye, *g.* = gena, *pr.* = prothorax, *m.* = dorsal scute of mesothorax, *ap* = apodema, *sc.* = scutellum of mesothorax, *mt.* = metathorax.

Fig. 15. *Lakshadia communis*, wing of a male insect without a fold like structure on its basal margin.

Fig. 16. Thoracic portion of a male *Tachardina lobatu*, a pseudo-lac insect, with the halter, *ha.*, situated on the metathorax margin, and with a hook, *hk.*, which fits in the fold, *f.*, of the wing whose basal portion is indicated as *wg.*

of another specimen from the same generation is shown much enlarged in Fig. 14 and shows the sides of the metathorax particularly free from any halters or accessories to the forewings as those found in the case of the males of pseudo-lac insects Fig. 16. A wing of *L. communis* shown enlarged free from any marginal fold or pocket on the wing where the halter is attached and which is indicated as *f.* (fold) in Fig. 16 belonging to

a pseudo-lac insect. In other words if the wing alone or the basal portion of it is found free from fold it may be taken as belonging to the genuine lac insect and not to the pseudo-lac insect. Similarly on examining the portion of the thorax and the presence or absence there of the halter with its hook would indicate the group of pseudolac-insects.

GREEN illustrates many genera of coccids where one species has halters the others do not, so that it leaves the impression that no significance is attached to this structure while in the text he nowhere mentions the bearing of this structure to group classification. In the light of what has been said above it would appear that all species of a genus should have halters when one exhibits them and the males of

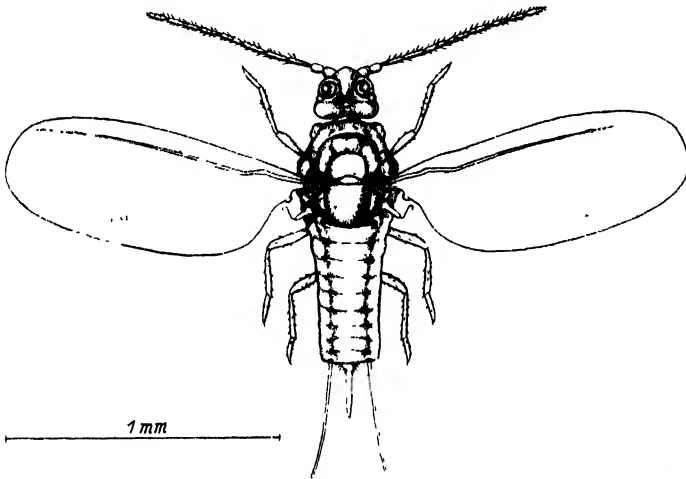


Fig. 17. Male of *Tachardina lobata*, a pseudo-lac insect, Oct. 17, 1924.

such insects show the presence of halters whose females have a poor secretion of wax; when the females exhibit, a good wax secretion their males show the absence of halters. I say this mainly to conclude the male of the Madagascar lac insect, when discovered, would have no halters.

COMSTOCK (1882) mentions having endeavoured to differentiate species by the examination of male coccids and arrived at no definite conclusion. The genuine male insects likewise do not afford a positive result. On the contrary Fig. 17 shows the male of *Tachardina lobata* CHAM. from the Mango tree, Bangalore Oct. 17, 1924, as appreciably bigger than the male of *Tachardina Silvestrii*, from the Sandalwood tree, Bangalore, Feb. 1922. It may be mentioned here the full grown females of this species were sent to a renowned specialist who was unable

to differentiate the adults as elsewhere mentioned. In this light the difference between the size of the males is worthy of even greater

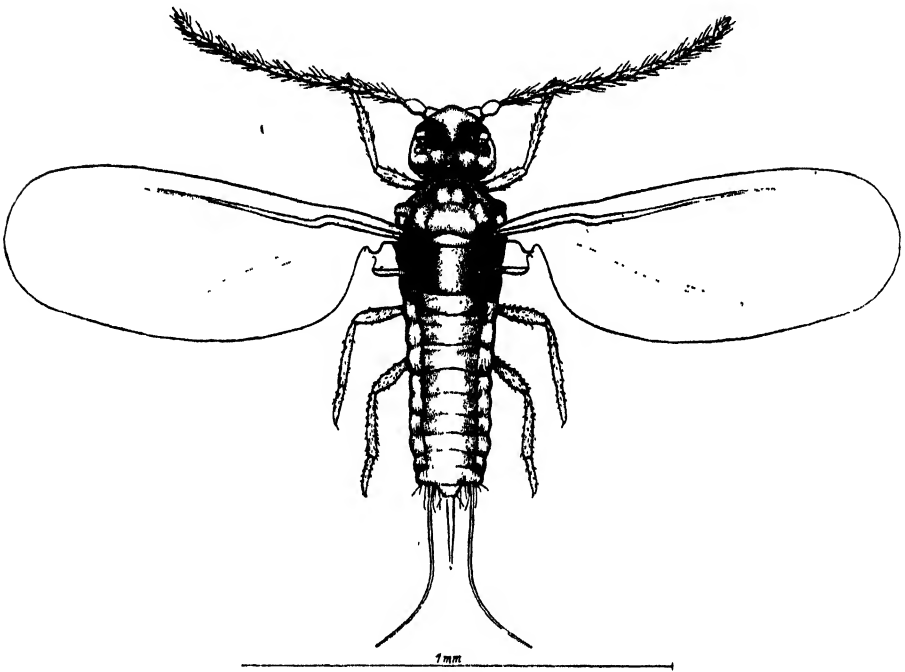


Fig. 18. Male of *Tachardina Silvestrii*. Feb. 1922; when the scale is considered this insect is smaller than that shown in Fig. 17.

attention. When the magnification is duly considered Fig. 18 represents a smaller insect than Fig. 17 which corresponds with the difference between their respective females.

SUMMARY.

Material constituting the larval cells of lac and pseudo-lac insects shows the poverty in the latter of wax material. Of these there are several kinds as secreted by the male of genuine lac insects in the second larval and pupal stages. Broken parts of cells can be examined microscopically and the presence of characteristic wax and imbibition properties of secretion material can enable group differentiation. The adult males of genuine lac insects in the presence of females cannot be all winged, while among the pseudo-lac insects wingless males are unknown. The winged males of genuine lac insects again differ in not having any halteres and the wings are without the corresponding folds. Among pseudo-lac insects at least two species show an invariable difference in size between their males and thus enable differentiation.

The work was done at the Indian Institute of Science, Bangalore and I take this opportunity of thanking its Director, Dr. M. O. FORSTER, F.R.S., for his kind interest.

Literature.

- CHAMBERLIN, J. C., 1923: A systematic Monograph of the Tachardinae or lac insects. Btn. Ent. Res. Vol. 14, Part. 2.
- COMSTOCK, J. H., 1882: Report on Scale insects. Rep. Commisioner of Agr. Washington.
- GREEN, E. E., 1896—1922: The Coccidae of Ceylon. Vol. 1, Plates 45 and 46.
- IMMS and CHATTERJEE, 1915: Biology of Tachardia lacca. Ind. Forest Mens. Vol. III, Pt. 1.
- LAURIE and RANKIN, 1917: Investigation into the Imbibition of some shellac derivatives. Proc. Roy. Soc. (A). Vol. 9.
- MAHDIHASSAN, S., 1923: Classification of lac insects from a physiological standpoint. J. Sc. Assoc. Maharaja's Col. Vizianagram. Vol. 1.
- 1925: Early recognition of sex among lac insects. J. Indian Inst. Sc. Bangalore. Vol. 9 A, Part 1.
- TSCHIRCH, A., 1924: Handbuch der Pharmakognosie. Bd. 3, S. 970, Fig. 255.

The chromosome cycle of *Protortonia primitiva* (Coccidae) and a consideration of the meiotic division apparatus in the male.

By

Franz Schrader.

(Department of Zoology, Columbia University, New York.)

With 4 Figures in the text and Plates 5 and 6.

INTRODUCTION.

In view of the various peculiarities that appear in the chromosome cycle of the *Coccidae* so far investigated, it seems of particular interest to make a study of the more primitive members of the family. To be sure, the taxonomists have shown a commendable caution in drawing conclusions regarding the phylogeny of the group, but there seems to be a common agreement that the most generalized species and those closest to an ancestral type are to be found in the group of *Monoplebinae*.

The present study was made on a member of that subfamily, *Protortonia primitiva*. In an already published account of the general biology of that species (SCHRADER 1930), I have shown that in several respects *Protortonia* is indeed more primitive than many other coccids. Thus there is no parthenogenesis, the sex ratio is close to 1, mating occurs very readily, and the females are not viviparous. It must however be confessed that with the exception of the last named character, several members of a somewhat less generalized group of coccids, the *Dactylopiinae* (such as *Pseudococcus* and *Gossyparia*), resemble *Protortonia* in these respects. From the standpoint of cytology, an unmistakable relationship to those more specialized species is also quite evident, but it will be seen that in spite of peculiarities of its own, *Protortonia* has a chromosome cycle that is more primitive.

MATERIAL AND TECHNIQUE.

The material was collected in the vicinity of Guatemala City, Antigua, and Salama, in Guatemala. The study of the meiotic phases in the female as well as the early cleavage stages of the egg was made on material fixed in KAHLE's fluid and cut at 5 to 7 micra. The chromosomes of the larvae of various instars were studied in specimen fixed with ALLEN's modification of BOUIN, while the spermatogenesis was analyzed in testes fixed with the latter as well as with strong FLEMMING's and KAHLE's fluid. Sections of this material were cut from 3 to 5 micra thick. As in my previous experience, ALLEN's modification of BOUIN proved to be erratic, but the best of the material thus fixed proved decidedly superior to that fixed by the less variable FLEMMING's fluid, at least so far as the chromosomes are concerned.

As in other coccids, the actual spermatocyte divisions seem to be completed in a very short time, whereas the spermatocyte prophases as well as the spermatid stages are passed with much less rapidity.

THE CHROMOSOMES OF THE FEMALE.

The number of chromosomes in the somatic cells of the female both in adults and in larvae of various instars, is six. Six chromosomes are also to be found in the oogonia.

These six chromosomes comprise three pairs, two of these being indistinguishable in size and shape while the third pair is slightly smaller (Text fig. 1 b, c, d).

Because of the small size of the chromosomes, the presence of confusing cell inclusions, and various technical obstacles, the maturation of the egg of *Protortonia* presents greater difficulty to study than do the eggs of other coccids so far investigated. However, the meiosis seems to be perfectly orthodox in character. Three tetrads are formed, and judging from indirect evidence, the female pronucleus carries three chromosomes (Text fig. 1a).



Fig. 1. a Three tetrads in the egg. b, c and d Oogonial metaphases showing six chromosomes.

THE CHROMOSOMES OF THE MALE.

The diploid number.

The number of chromosomes in the spermatogonia, as well as the somatic cells of the males of all ages, is five. Here again are present two pairs of chromosomes which are alike to all intents and purposes. The fifth or unpaired chromosome is slightly smaller than the members of the pairs, and if only on the basis of size may well be assumed to represent one member of the small pair already described in the cells of the female. Although this size difference is not a striking one, it is nearly always easily recognized when the chromosomes are fully condensed and oriented in the same plane.

A rather peculiar feature is to be found in the configuration in which the chromosomes are often found, especially in the spermatogonia. In this, one chromosome is placed at right angles to the other four which lie approximately side by side. This condition in its characteristic



Fig. 2. a, b, c and d Spermatogonial metaphases showing five chromosomes.

manifestation is exemplified by Text fig. 2b but traces of it are also recognizable in Text fig. 2a, c. Apparently, the chromosome thus placed at right angles to the other four is not the unpaired or heterochromosome. I have no explanation to offer for the peculiarity.

The spermatogonial prophases show the nucleus to be distinctly lobulated (Fig. 1), suggesting such vesicle formation around the condensing chromosomes as has been described in Orthoptera. Apparently these nuclear lobes are not separated from each other at the center and it is not possible to say whether each lobe contains a single, condensing chromosome, especially as the lobulation becomes less pronounced during the very last stages of condensation (Fig. 2). A nucleolus is present as a rather conspicuous structure. It is distributed at random to either pole during the spermatogonial division. The division itself is quite normal in appearance, both spindles and centrioles being visible, and five chromosomes going to each pole (Fig. 3).

The first spermatocyte.

The telophase of the last spermatogonial division is shown in Fig. 4. The chromosomes already becoming rough in outline and diffuse, are massed at the center of the cell. In most cases, their number can still be made out as five. The cytoplasm takes a darker stain than at any other later phase and although a colorless aura surrounding the chromosomes indicates the extent of the nuclear area, no nuclear wall has yet been formed.

In the succeeding phase the chromosomes can no longer be differentiated from each other. The chromatin scatters through nucleus in the form of rather irregular masses, of which from five to seven can be distinguished before the general diffusion makes even that impossible (Fig. 5). Whether these masses of chromatin are to be interpreted as homologous to similar masses in corresponding phases of such *Hemiptera* as *Oncopeltus* (WILSON 1912) is not certain. It may be that they represent nothing more than the telophase chromosomes themselves, and that a greater number than five indicates a breaking apart of these. Certainly there is a rapidly progressing diffusion of the chromatin at this time. The nuclear wall has become definitely formed during these changes (Fig. 6).

Before the most advanced degree of diffusion has been reached the nuclear wall seems to bulge out and, a membrane being formed between it and the main nucleus, takes on the appearance of a bubble-like vesicle (Fig. 7). Following this, the main nucleus is subdivided still further, until in its place are found four vesicles. All of these carry more or less diffuse chromatin. They also are characterized by very definite size differences, there being one large, two medium and one small sized one. At a period included by Fig. 9 and 10, the largest of the vesicles contains a nucleolus, which in later stages becomes obscured and disappears.

The changes in the form taken on by the chromatin are easily traced after the earlier stages. The irregular network shown in Fig. 9 is succeeded by rough but definite threads. The number of such condensing threads is again quite definite, and already in the early phase shown in Fig. 10 the large vesicle can be seen to carry four, the two medium and the one small vesicles, two each. Properly speaking, the form of chromatin in the small vesicle can hardly be characterized as thread-like, for from such a stage as shown in Fig. 10 on to Fig. 13, it remains in the shape of two loose, faintly staining knots. Aside from the few delicate filaments that connect these knots during these stages,

there is no evidence of an association between them, and the same may be said of the chromatin threads and masses in the other vesicles.

It is of interest to observe that during these early phases, certainly as early as the stage illustrated in Fig. 9, the cells in any one cyst send out fingerlike projections toward the center of the cyst which there meet and form a characteristic rosette. These projections are shown in Fig. 12 and 13, but have not been included in the other drawings.

The initiation of an interesting series of steps is indicated in Fig. 12. The four vesicles which at first are appressed to each other like soap bubbles (Fig. 9), in succeeding stages seem to strengthen their walls and become rounded even at their points of contact (Fig. 10 and 11). But in Fig. 12, a new force manifests itself the effect of which is to stretch the vesicles toward two opposite poles in the cell, and to flatten their surfaces where they are pressing against each other. The latter is shown in Fig. 15 where the lengthened vesicles have been cut transversely, while the elongation itself is illustrated by Fig. 12 to 16. Whatever the nature of this force may be, the appearance of the vesicles suggests an attraction or pull toward the two poles, and this is sufficient in strength to cause a drawing out of the vesicles into tenuous points (Fig. 12 and 13).

As already noted, the chromatin threads comprise four in the largest, two in each of the medium and two in the smallest vesicle. These threads in condensing, rapidly lose their elongated form and become rough, massive bodies. Since the evidence is quite clear that the normal diploid number of chromosomes is five and since the nature of these bodies is chromosomal beyond a doubt, it may be assumed that their number — ten — originates through a separation of the spermatogonial chromosomes into smaller units. This must occur after the last spermatogonial telophase and the natural interpretation is that these smaller units represent the equational halves of the spermatogonial chromosomes. That an equational split preparatory to the next division is already present in a telophase is of course nothing new. The present case is exceptional only in that the equational halves are well separated already when they reappear after the diffuse stage. As a result, instead of a halving of the diploid number through a process of pseudosynapsis, we are here faced with an apparent doubling of the chromosome number as seen in the somatic cells and the spermatogonia.

The evidence of relationship between the equational halves lies primarily of course in the assumption that the halves of any one chromosome are included in the same vesicle. Of synapsis there is however

no more trace than that the largest vesicle always includes a pair of chromosomes, or rather their four equational halves. In some cells at the approximate stage of Fig. 13 there is a grouping, two by two, of these four halves inside the vesicle, but even in such cases the grouped halves do not come into contact at this time. Indeed, there is no direct evidence as to whether the equational halves that thus come into proximity with each other, belong to the same or to two different chromosomes.

A little later, but still before the chromosome bodies have become fully condensed, they tend to come together. In the large vesicle the four equational halves are lined up so as form a chain, and corresponding alignments take place in the two medium sized vesicles. In every case, the long axis of these chains corresponds to the long axis of the vesicles in which they are contained (Fig. 14), and these axes tend to lie parallel to each other. In some cases however, they are not strictly parallel but tend to lie more closely together at one side of the cell (as for instance in Fig. 19).

At this point it is pertinent to take up the behavior of the heterochromosome. As will be seen in Fig. 10 to 13, it betrays a slight but distinct tendency toward heteropycnosis in the preparatory stages. But instead of condensing in advance of the rest of the chromosomes as is the case with so many unpaired sex chromosomes, the chromosome here in question reverses that behavior. It lags in its condensation. In addition, it seems to increase in volume as the time of division is approached, and although still diffuse at the stage shown in Fig. 12, it then actually appears to be smaller than at the much later phase of Fig. 18. At no stage do the two halves of the heterochromosome come in contact and at the time when the process of alignment has become complete and the rest of the chromosomes are in touch with each other these halves are still separated by a considerable distance, even though their common axis is parallel to that of the other chains (Fig. 14 and 16). A granular and lightly staining substance is frequently seen at the equator of the vesicle containing the heterochromosome (Fig. 13). Apparently it is situated on the exterior of the vesicle, and as the vesicles become drawn out it is usually gathered in one or two small clumps adhering to the wall (Fig. 14). During the metaphase it disappears from view.

The actual division occurs as follows: Simultaneously with the elongation of the vesicles, their walls gradually become less definite. But before they have disappeared from view, fibres appear in con-

nection with the chromosomes, at first quite vague but gradually becoming more definite (Fig. 17 and 18). Almost immediately the chromosomes to which these fibres are connected become pulled out at the point of attachment. So far as can be seen, each chromosome half has attached to it only two such fibres, and in the chain of four only the two terminal chromosomes show them. It will be seen from Fig. 18 that the distribution of these fibres in the metaphase is in the general form of two half spindles. However, the fibres running toward the same side of the cell do not meet there in a common point. On the contrary, there is often a perceptible divergence even between the two fibres coming from the same chromosome half. It must be noted however that in the cases where the axes of the chains lean toward each other, the ends of all the fibres are correspondingly closer together at that side of the cell (Fig. 19).

Usually, the fibres do not appear simultaneously in connection with all the chains. The terminal members of the chain of four generally show them slightly later than the chromosomes of the medium sized vesicles, while the heterochromosome halves are thus equipped last of all. It may be in correlation to this fact that the halves of the chromosomes from the medium sized vesicles are first to separate (Fig. 18 and 19), and in most cases they have already gone some distance toward the periphery of the cell before the chain of four shows any sign of division. The movement of the two halves of the heterochromosome is less definite, chiefly due to the fact that they are separated by a variable distance in different cells at the metaphase. Seemingly they do not begin to move until such a stage as that of Fig. 21 is reached.

The peculiar orientation of the chromosomes during the metaphase is reflected by the configuration seen in the anaphase and telophase. Even in such a late anaphase as that of Fig. 22 the alignment of the chain of four is still in evidence. Indeed, the tandem arrangement of the derivatives of this chain persists through the late telophase (Fig. 24) to the interkinesis (Fig. 25). Since the heterochromosome can be identified throughout by its size, it will be seen that the identity of the chromosomes of the three types of vesicles can be traced right through the first spermatocyte division.

Something should be said of the shape of the chromosomes during the division. Before the fibres have made their appearance, the form of the chromosome halves is oval (Fig. 14, 16 and 17). But this is altered when the chromosomes become pulled out at the points of fibre attachment (Fig. 16, 17, and 18). As the halves begin to separate,

they are first connected to each other by what appears to be a stretching thread of chromatin (left side of Fig. 19) but this is replaced very quickly by two fibres which seem to be continuous with the fibres attached to the peripheral ends of the chromosomes (Fig. 20). At the same time, the rounded sides of the chromosomes become straight as if lateral pressure were exerted on them. Indeed, as the chromosomes move toward the periphery, they give the appearance of sliding between two tracks (Fig. 20 to 23), and it is not until the late telophase is reached that the angular form of the chromosomes is abandoned.

As the dividing cell becomes constricted in the middle to form two daughter cells, the fibres are bunched at the point of constriction. A midbody often makes its appearance before the division has actually been completed (Fig. 24).

The second spermatocyte.

During the interkinesis the chromosomes lose their sharp outline to some extent, but beyond this no visible change takes place. The clear or unstained area in which they lie is bordered by no definitely demonstrable membrane, although in some slightly later phases its presence is vaguely indicated (as in Fig. 33). With the abandonment of the tandem formation of the derivatives of the chain of four, it becomes impossible to identify any chromosome but the heterochromosome (Fig. 26).

The activities leading to the second division first become manifest in a recovery of the sharp outline of the chromosomes and also in the formation of fine processes which appear on the surface of the chromosomes. These fine processes at times may become long enough to serve as connections between chromosomes (Fig. 26). Shortly afterwards, more definite connections can be seen between chromosomes (Fig. 27). The nature of these fibres and the factors underlying their formation is far from clear, and an analysis is made none the easier by the fact that the order in which the chromosomes are thus linked appears to be variable. Evidence for such irregularity is vested in the heterochromosome. This may remain entirely unconnected until just before division; it may be linked to one other chromosome as in Fig. 29; it may form the terminal member in a chain of three as in Fig. 28 and 30; and finally, less frequently it may constitute the middle chromosome of such a chain of three. Chains of four are very rarely formed during these earlier stages, and nearly always the orientation is in the form of two chains lying parallel to each other. An examination of Figs. 27

to 31 will also show that the length of the connecting fibres is itself subject to a great deal of variation.

Regardless of all this seeming irregularity, all five of the chromosomes are soon found in a single row. In the course of this alignment they seem to migrate or be forced toward a median line in the cell, the members of one short chain fitting into spaces left in the other. Fig. 30 seems to represent such alignment in process, as does Fig. 31 in which one member of a chain has not yet slipped into place while its fellow member is already in line. The connecting fibres of these shorter chains seem to persist despite the bending and torsion to which they apparently are subjected. Sometimes a space in a chain is not filled, and then such configuration as is shown in Fig. 32 is encountered.

Withal, a chain of five is formed in nearly every case. Moreover, a more exact analysis reveals that the order of alignment is not altogether a haphazard one and that at any rate certain types of combination are formed more frequently than others. Thus in a study of three different males 358 cells showing the fully formed chains of five in the plane of section were encountered. Of these, 267 or approximately 74% showed the heterochromosome in a terminal position (as in Fig. 33); 84 cells or 23% showed the heterochromosome subterminal (as in Fig. 34); and 7 cells, or 2% showed it in the middle of the chain. If the alignment took place entirely at random the first two classes should be approximately equal and the third should constitute about 20% of the cases.

Fibres, evidently closely akin to those seen in the first spermatocyte division, make their appearance in connection with the terminal members of the chain as soon as it has been completed (Fig. 32 and 33). Due to the fact that the chain extends close to periphery at both ends, these fibres are of course considerably shorter. There is also the same tendency toward a flattening of the sides of the chromosomes as interchromosomal fibres appear, although that is possibly not so pronounced in the present division. On the other hand, the fibres that appear between the two separating groups of chromosomes as soon as the division has actually begun, are if anything heavier and thicker than the corresponding fibres of the first division. That applies at least to the two main fibres. Many of the cells at this stage also one or two additional fibres between the two groups of chromosomes and these are usually quite delicate and faintly stained (Fig. 35, 37, 38, and 39). Surprisingly, transverse sections through this region show a circle of approximately the diameter of the chromosomes (Fig. 36).

The division results in two daughter cells, one of which carries two and the other three chromosomes. The heterochromosome is always included in the latter group and in no instance has it been found to form one member of the group of two (Fig. 38 and 39). Although in most cases the alignment of the chromosomes is maintained to the telophase, occasionally the terminal member of the group of three is displaced, apparently as if it were brushed off or dislodged by being pushed against the cell wall (Fig. 38).

Spermatid.

In each cell or spermatid resulting from the second spermatocyte division a clear area arises around the chromosomes (Fig. 40). In both types of spermatids, those with three as well as those with two chromosomes, the diffuse condition is attained rapidly, and the heterochromosome does not differ markedly from the other chromosomes as to the rate at which this takes place. It is reminiscent of corresponding stages in other coccids that before the chromatin has entered the resting condition, there is union of spermatid cell bodies, two by two. The union is not a random one but always takes place between a spermatid carrying two and another carrying three chromosomes. This is shown in Fig. 41 where the chromatin masses which represent the chromosomes, are still quite distinct. A second cytoplasmic fusion brings together two such binucleate spermatids and results in large cells containing four nuclei. The presence of a pair of each of the two types of spermatids is now no longer demonstrable on the basis of the number of chromatin masses since the chromatin has become rather diffuse (Fig. 42). However a careful examination will usually show that there are two sizes of nuclei, the larger one assumedly representing the group of three chromosomes (Fig. 44). Both fusions therefore take place in a very definite way. However it seems that the method of pairing of the spermatid cells rests on the fact that although both first and second spermatocyte divisions are complete so far as the main bodies of the cells are concerned, the separation does not extend to the stalks which hold all the cells of a cyst in a rosette formation. The four nuclei in a spermatid such as shown in Fig. 42 and 43 are thus the descendents of a single primary spermatocyte nucleus. Before fusion all four of their cell bodies are connected to a common stalk, and apparently it is only cells so connected that undergo fusion.

The cytoplasmic fusion just mentioned does not in any way affect the nuclei. The latter go through their further transformation together,

and normally four sperms are formed from each spermatid cell body (Fig. 44). A detailed study of the development of the sperm was not made. The finished sperms are long and slender, very much like those seen in other coccids.

GENERAL ASPECTS OF THE CHROMOSOME CYCLE.

It will be apparent that from a superficial viewpoint, the chromosome cycle of *Protortonia* follows such orthodox lines as are found in the classical *Hemiptera* and *Orthoptera*. Thus the female has a diploid number of six chromosomes which in the course of maturation is reduced to three. The male has five chromosomes in the somatic and spermatogonial cells, and produces two types of spermatozoa, those with two and those with three chromosomes. The former type is male determining; the latter is female determining. In this respect therefore, *Protortonia* is closer to a hypothetical primitive coccid than are the other coccids so far investigated.

On the other hand it is evident that the male presents such striking peculiarities in the maneuvers of its chromosomes, that regardless of the simplicity of the outcome, the mechanism involved in its meiosis is far from primitive.

Thus the heterochromosome of the male satisfies in nearly every respect the criteria usually observed in the recognition of a sex chromosome. It is represented twice in the female and only once in the male. It is carried in half of the sperms only. The only reason that I have hesitated to apply to it the term sex chromosome lies in the fact that although heteropycnotic during the prophases of the first spermatocyte like the unpaired sex chromosomes of so many animals, this chromosome lags slightly in its condensation instead of condensing precociously.

It is perhaps only wise to pursue a further analysis of the chromosome behavior with similar caution. A certain amount of discussion seems justified however, if only to bring out those points which call for further evidence.

The relation between the chromosome bodies in the various vesicles is one of such points. Without doubt the appearance of ten chromosomes in the prophase of the first spermatocyte is most simply explained by assuming a precocious separation of the equational halves of the five chromosomes as seen in the last spermatogonial telophase. But the characteristic grouping of these halves in the four vesicles still requires further elucidation. As has been described, four chromosome bodies or halves are carried in the largest, two in each of the medium sized, and

two in the smallest vesicle. What remains to be determined is what the relation between those included in any one vesicle may be. Thus for a medium sized vesicle there are two possibilities: either the two halves have been derived from two different chromosomes, or, both come from the same chromosome. Since nothing in the way of form or size makes it possible to distinguish between any of the four autosomes, the question can not be decided directly. Evidence of an indirect nature lies in the heterochromosome which is the only one of the chromosomes that may be distinguished from the rest. The halves of this are without doubt always included in the same vesicle. This of course does not prove that the medium sized vesicles also carry the halves of only a single chromosome, but it does serve as a suggestion.

In the largest vesicle, the halves must be derivatives of at least two chromosomes. It is quite possible that more than two chromosomes are represented, but such an assumption would very much complicate the interpretation. In short, the simplest way to interpret the arrangement in the vesicles is to assume that in each of the medium and small vesicles are carried the halves of a single chromosome, while the largest vesicle carries the four halves of two chromosomes.

It is another question as to why one vesicle should contain two while the others contain only one chromosome each. That peculiarity is best interpreted on the basis of synaptic phenomena. It is clear that in the female of *Protortonia*, synapsis occurs quite normally and tetrads are formed, just as they are in the females of many other coccids. But in the male no trace of pseudosynapsis or tetrad formation can be discovered. It is only natural to suggest that the chromosomes do not pair because they are not truly homologous. Certainly the chromosomes in the medium sized vesicles seem to be quite independent of each other and of any of the rest of the chromosomes. On the other hand, the fact that two of the chromosomes are always included in one vesicle seems to indicate that those two still retain some tendency to associate. In other words, they have not gone as far as the chromosomes of the medium vesicles in the loss or change of those characteristics which once made them homologous. Or comparing the case to that of the male *Pseudococcus* where the two haploid sets of chromosomes seem to have become quite independent of each other, in *Protortonia* half of the autosomes still betray some kind of a relationship.

There is of course no way of determining the order in which the four halves are aligned in the large vesicle. The halves derived from the same chromosome may cling together, or two of them may cling

together while the other two take the terminal positions in the chain, or the four halves may alternate, or finally they may follow no set rule. If the first division is always equational for the two chromosomes in question, just as it is for the rest of the chromosomes, or for all of the chromosomes in other male coccids, then the alignment must follow the order suggested by the second or third of these. It may well be that here and also later in the alignment for the second division, some such factor as is operative in the chain formations of *Oenothera* is active. But at present that can only be a suggestion¹.

Following a first spermatocyte division that is equational the second spermatocyte will carry equational halves of all five chromosomes. But if, as already stated, none of these are homologous, whereas the six chromosomes in the female comprise three homologous pairs, then certain conclusions must of necessity follow. The first of these is that of the two types of sperms formed, one must carry three chromosomes that are homologous to those found in the female pronucleus. The character of the second spermatocyte division being what it is, it follows furthermore that its alignment of the five chromosomes can not be haphazard (as has been already pointed out on cytological grounds). One of the spermatids resulting must always receive the same two autosomes together with the heterochromosome. This does not mean that the alignment is always exactly the same, but it does imply that any variation in the order of the chromosomes must occur within certain limits. Two assumptions are necessary as a consequence. The first is that despite the loss of the characteristics that once made the four autosomes associate in pairs, there still remains the tendency for former partners to go to opposite poles in the division. The second assumption is that there is some kind of association between the heterochromosome and the two autosomes which are duplicated also in the female pronucleus, that would always bring about their distribution to the same pole. The last assumption finds neither sup-

¹ An orientation of chromosomes in a linear series has been reported in several cases. The best known of these is of course *Oenothera*. STOUT (1912) has described chain formations in both somatic and meiotic cells of *Carex aquatilis*. In the serpulid worm *Filograna* FAULKNER (1930) reports an alignment of chromosomes in somatic cells (neoblasts) but its nature is not quite clear and her cytological evidence hardly justifies her conclusions. But in none of these cases are conditions quite like those described in *Protortonia*. Thus in *Oenothera* the long axis of the chromosome ring or chain is at right angles to the long axis of the spindle instead of coinciding with it as in the case here under consideration.

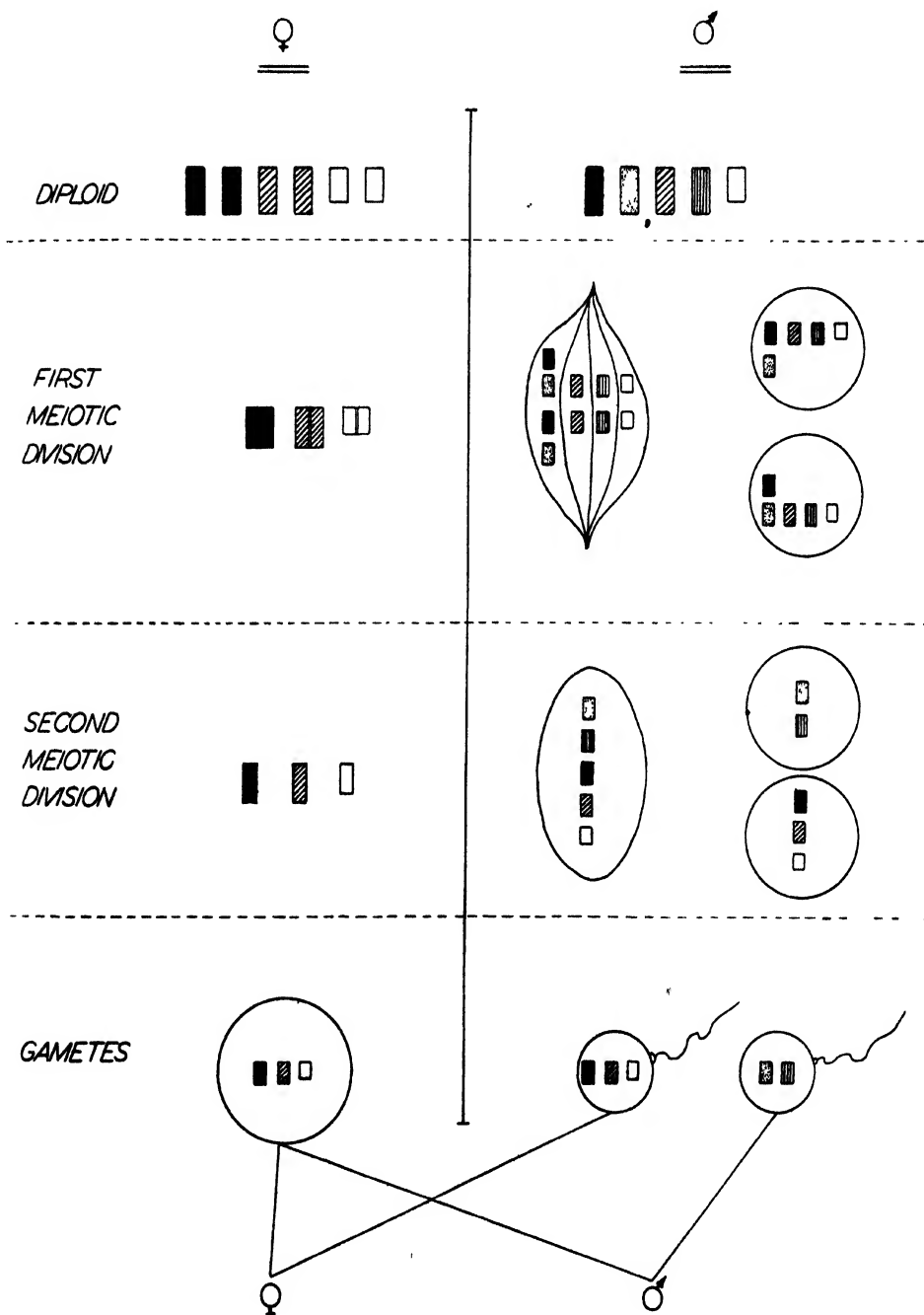


Fig. 8. Diagrammatic representation of the interpretation of the chromosome cycle. In the male the first meiotic division is equational and the second reductional. For the female no evidence is available for the order of divisions. Either the first (as diagrammed) or the second may be reductional, or else neither division may be purely of one type. In any case, the final result would be that shown in the diagram.

porting nor contrary evidence in the cytological findings, while the former gains some likelihood from the fact that prior to the alignment there are definite fibres that separate chromosome halves from each other. A schematic presentation of the hypothesis as a whole is given in Text figure 3.

There is nothing in the above interpretation to indicate if and how the more specialized conditions observed in the males of *Pseudococcus* and *Gossyparia* have been derived from those described for *Protortonia*. A heterochromosome of the type described in the latter is not to be found in the species of Coccidae previously studied. If such a fact indicates that the heterochromosome is lost in the course of evolution, it must not be forgotten that such a loss can not occur in one sex without occurring also in the other, for the female normally receives one of its heterochromosomes from its father. It may well be that both *Pseudococcus* and *Gossyparia* (SCHRADER 1923, 1929) have lost the heterochromosome that is still to be found in *Protortonia*. Thus if the changes that prevent pseudosynapsis of the male's autosomes simultaneously bring about a change or loss of genes which formerly tended to push development in a female direction, the embryo would ipso facto attain greater potency for male development, whether sex chromosomes are present or not. In other words, theoretically at least, sex determination may take place quite normally, whether sex chromosomes are present or not.

So far as the hypothesis given above to explain the whole chromosome cycle in the male is concerned, its inception lies largely in the presence of the heterochromosome. If the latter be ignored, then we may well assume, as has been suggested in my paper on *Gossyparia*, that the autosomes are capable of tetrad formation in both sexes, but that in the male a factor is present which prevents synapsis. If such a factor is carried heterozygously, only the sperms receiving it are male determining. Admittedly I am here indulging in speculation, but in view of the peculiar features presented in *Protortonia* as well as other coccids, a theoretical consideration of this nature may not be entirely futile.

THE MITOTIC APPARATUS.

In both meiotic divisions peculiarities that have been described in the behavior of the chromosomes, are associated with achromatic figures that are far from orthodox. There seems little doubt that some correlation exists between the behavior of the chromosomes and the peculiar structure of the spindle, but an analysis of this correlation is fraught with much difficulty.

Thus it is a question whether the chain formation of the chromosomes is primarily dependent on the activity of the spindle. It seems likely that the seriation of the chromosomes in such chains, both in the first and second divisions, is determined by properties residing in the chromosomes themselves. Whether these properties are to be identified as genetic factors, as has been made likely for similar chains in *Oenothera*, it is impossible to say on the basis of purely cytological evidence. On the other hand, the fact that these chains, especially those of the second division, lie in a straight line whose length extends almost from one division center to the other, must involve extrachromosomal forces as well.

The character of the division centers themselves can only be conjectural, for it is not possible to identify either centrioles or asters. Their action is first noticeable on the chromosome vesicles. The way in which these vesicles become attenuated toward the poles has given rise to the assumption that forces of attraction are involved. But a final judgement even on this point is not possible, for it may well be suggested that the attenuation is due to pressure arising on the inside of the vesicles and directed toward the poles. In either case, the fact remains that it is necessary to postulate division centers, for the attenuated projections of the vesicles do not point at random but are oriented toward a single, definite point at each of the two poles.

The elongation of the vesicles apart from their definite orientation, may to some extent result from the slight lengthening of the whole cell which takes place when stalks are formed in the rosette formation of the cyst. But this can be no more than a contributory factor, for the elongation of the vesicles sometimes occurs at right angles to the axis extending through the stalk that is then formed (Fig. 13).

The elongation of the vesicles shows that the division centers are active not only before the metaphase, but even some time before the chromosomes have become fully condensed. However nothing in the form of spindle fibres or lines of force can be demonstrated either in or outside of the vesicles at this time, nor is it clear whether the condensing chromosomes themselves are directly affected by the forces involved. It seems likely that the alignment of the chromosomes which is always in the long axis of the vesicles, is due to pressure from the sides or walls of the vesicles as these become narrower and longer. This does not explain the seriation and coming together of the chromosomes of course, which as mentioned above, is probably due to the chromosomes themselves.

Before the metaphase orientation of the chromosomes has been attained, the outline of the walls of the vesicles becomes less definite. However, prior to their complete disappearance, structures in the form of fine threads or fibres become visible. These, as I have already described, are attached directly to the chromosomes. One of their peculiarities lies in the fact that although they run out in the general direction of the poles like the vesicles that precede them, they do not there come together. It is of course possible that the terminal portions of these fibres are so attenuate as to escape observation, and that these are bent in to meet in a common point at each pole.

Several additional points of significance are to be considered in regard to these fibres. One of these lies in the fact that at the places where the fibres adhere to the chromosome, the latter becomes pulled out. Therewith is lost the rounded, oval shape of the chromosome and an angular appearance is attained. In my opinion the best interpretation of this observation is that the force acting on the chromosome through the spindle fibre is one of pull or attraction toward the pole.

Another point concerns the place or location of the attachment of these fibres to the chromosome. As already noted, only two fibres seem to be found in connection with any one half-chromosome. So far as can be determined, these fibres are always attached at the two corners that are directed toward the pole (Text figure 4a). But if the number of fibres is never more than two, then a view such as diagrammed in Text figure 4b should be encountered whenever the chromosome is turned through an angle of approximately 90 degrees. Variations of such a position should indeed be more common than the flat face view of Text figure 4a, but as a matter of fact the latter is the only one that can ever be definitely obtained. The case was puzzling at first and not the less so because the dimensions of the various elements involved are so minute. However, taking the evidence at face value, the natural interpretation is that the two fibres attached to the chromosome in reality represent the sides of a tube which is more or less transparent. If such a tube corresponds in diameter to that of the chromosome then no matter how the chromosome with its tube is turned, the two sides or edges of the tube would always appear as two fibres and these would always lead to the corners of the chromosome (Text figure 4c). The interpretation is greatly strengthened by several other observations. Thus beginning with the early anaphase, the two apparent fibres are continued along the sides of the chromosome and beyond it to the corresponding fibres of the sister half chromosome (Fig. 20, 21, and 22).

In my description of this phase of the divisions I endeavored to make this clear by saying that the chromosomes appear to be moving between two tracks which press on and flatten or straighten their sides. It will be evident that a tubular sheath would have exactly the same effect¹.

The other observation bearing on this point may be outlined as follows: If a tubular sheath is really involved, then a transverse section through the terminal or the interchromosomal fibres should reveal a circular structure in either region and this should have a diameter corresponding approximately to that of a chromosome. In the first division no such structures could be identified with certainty, a fact perhaps explained by the great delicacy and thinness of the tubes, and the difficulty of differentiating it from the alveoli of the general cytoplasm. The same holds true of the terminal fibres of the second spermatocyte division figure. However, in the anaphase of the second division, the interchromosomal fibres stain very intensely and are exceptionally distinct, and it is then if ever that the transverse section or polar view should be open to analysis. This expectation is justified for in such stages as that of Fig. 36 (lower cell), careful focussing shows a circular structure between the two separating groups of chromosomes (Upper group not shown in the drawing)².

During the earlier part of the investigation I concluded that the two fibres did indeed represent the sides of a tubular sheath, but that this sheath is nothing more than the wall of the surrounding vesicle which has been stretched so as to touch and press on the chromosomes inside. But this attractive and plausible hypothesis was laid aside when some figures were discovered in which the fibres are visible before the vesicles had entirely disappeared, so that both are present at one and the same time (Fig. 16 and 17).

Finally, it does not controvert the foregoing considerations to suggest that it is quite possible that we are here dealing with lines of force which extend in tubular paths from the end of the half chromosomes to the nearest pole. Indeed it is even possible that the lines of

¹ I can not but point out that such a continuity between interchromosomal and terminal fibres of a spindle is duplicated in more orthodox cases. Thus BĚLAŘ (1929) points out that the interchromosomal fibres (Stemmkörper) are nothing but the middle portion of the fully formed metaphase spindle in the case of *Chorthippus*.

² In *Llaveia* where the various cytological elements are comparatively larger, Dr. S. HUGHES-SCHRADER has been able to obtain much more definite and extensive evidence on this point.

force are in form of a solid cylinder (Text figure 4d) and that it is due to the action of the fixing fluids that the outer layer of the cylinder stains more intensely than the inner portion. But against this inter-

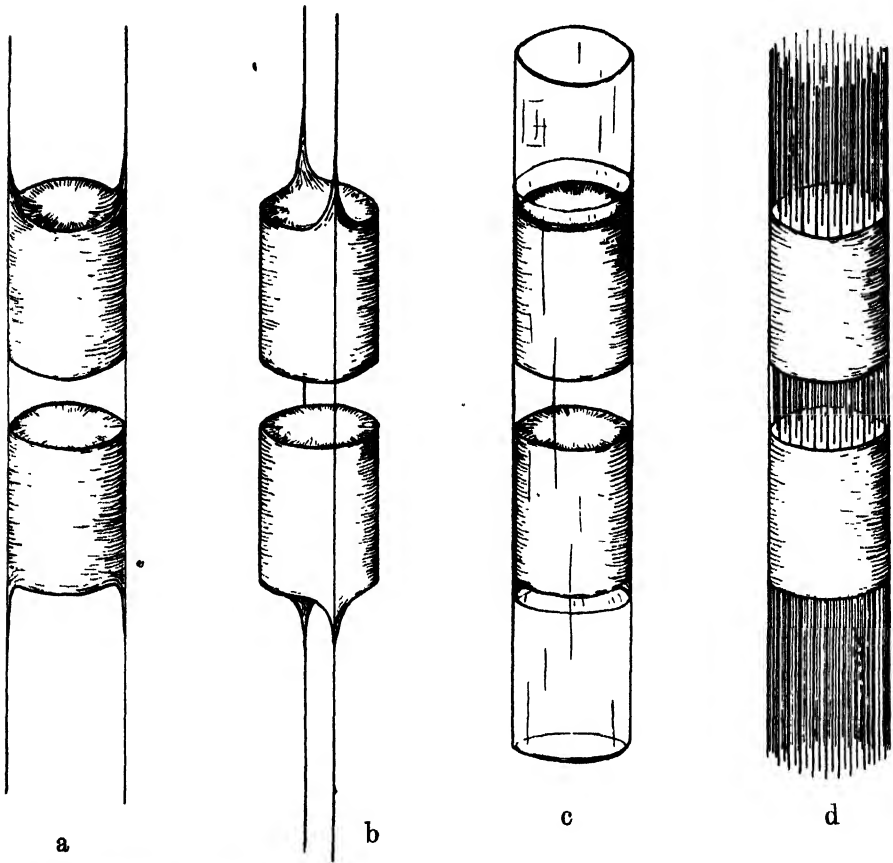


Fig. 4. Diagrams of possible interpretations of the observations on the division apparatus. In each case the two equational halves of a chromosome are being separated from each other. a Two fibres attached to the edge of the chromosome. The latter has been pulled out slightly at the point of attachment. b Same as a, but with the chromosome turned through an angle of slightly less than 90 degrees. c Division apparatus in the form of a transparent tube, one of which is connected with each chromosome. The edge or periphery of the chromosome is pulled out so as to form a collar. d Division apparatus in the form of a cylindrical bunch of fibres or lines of force.

pretation must be held the fact that the chromosome is pulled out only at the edges which would not be the case if the attraction involved lines of force in the form of a solid cylinder¹.

¹ Following ROSEN it has been suggested by SCHÄDE (*Beitr. Biol. Pflanz.* 14) that the spindle is composed of lathlike strips which together constitute a structure resembling a honeycomb with long cells. In some ways the observations

What has been said here in regard to the first spermatocyte division applies equally to the second. No such definite vesicle is formed around the chromosomes as that time, but certainly many cells carry with them the evidence that the chromosomes lie in a space that is clearly differentiated from the rest of the cytoplasm. Indeed, some of the figures (such as Fig. 26, 33, and others) indicate that this inner area is separated by a delicate wall from the general outer cytoplasm. Thus it is quite possible and even likely that there also the orientation of the chromosomes in a straight line may result through pressure from the walls of a vesicle. The apparent fibres that are formed just prior to the actual division, resemble those of the first division very closely, but it must be observed that between the two separating groups of chromosomes there are frequently other, more delicate, fibres than those which constitute the «double track» (Fig. 37, 38 and 39). These additional fibres may be identical with the threads that form the links between the chromosomes prior to the alignment of the latter in a single, straight chain (Fig. 27 to 31).

In short, while the maneuvers of the chromosomes themselves can be followed with considerable clarity throughout, the observations on the division apparatus leave certain gaps and uncertainties.* Such as they are, they do not justify anything more than the rather cautious conclusions that I have given in the present discussion.

SUMMARY.

1. The number of chromosomes in the somatic and oogonial cells of the female of *Protortonia primitiva* is six. In the metaphase of the first maturation division of the egg three tetrads are found.

2. The number of chromosomes in the somatic and spermatogonial cells of the male is five.

3. In the preparatory phases to the first spermatocyte division these five chromosomes reappear as ten chromosome bodies. These have been interpreted as the equational halves of the five chromosomes seen in the spermatogonia.

4. The ten equational halves are carried in four vesicles. The largest of these vesicles contains four, each of the two medium sized vesicles contains two, and the smallest vesicle also contains two of the equational halves.

on which these botanists based their interpretations resemble my own. I did not become aware of these earlier findings until the present paper was in press and will consider them in a future publication.

5. There is a definite orientation of the vesicles and chromosomes preparatory to the first spermatocyte division. The vesicles disappear a short time before the division is begun. As a result of the latter, five half chromosomes go to each pole. Judging chiefly by the behavior of the unpaired or heterochromosome, this division is equational.

6. Preparatory to the second spermatocyte division, the five half-chromosomes in each daughter cell are placed in a straight line whose long axis corresponds to an imaginary line drawn between the two poles of the division figure.

7. The second spermatocyte division occurs so as to distribute two half chromosomes to one and three to the opposite pole. The heterochromosome is always found in the latter group.

8. Both spermatids normally form functional sperms.

9. The peculiarities of the meiotic division apparatus are discussed.

References.

- BĚLAĚ, K., 1929: Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. Untersuchungen an den Spermatocyten von *Chorthippus (Stenobothrus) lineatus* Pang. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 118.
- FAULKNER, G. H., 1930: The anatomy and the histology of budformation in the serpulid *Filograna implexa*, together with some cytological observations on the nuclei of the neoblasts. Journ. Linnean Soc. Bd. 37.
- SCHRADER, FRANZ, 1923: A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 17.
- 1929: Experimental and cytological investigations of the life cycle of *Gossyparia spuria* (Coccidae) and their bearing on the problem of haploidy in males. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 134.
- 1930: Observations on the biology of *Protortonia primitiva* (Coccidae). Ann. Entomol. Soc. America. Bd. 23.
- STOUT, A. B., 1912: The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.

Plate 5 and 6.

All figures were drawn with the aid of a camera lucida at table level using a ZEISS 2 mm. apochromatic oil immersion objective, n. ap. 1,3, and a 20 X ocular.

Plate 5.

Fig. 1 and 2. Two successive phases in the spermatogonial prophase, showing lobulation of the nuclear wall and a nucleolus.

Fig. 3. Spermatogonial metaphase and side view of anaphase.

Fig. 4. Telophase of last spermatogonial division, with five roughened chromosomes in a group.

Fig. 5 and 6. The chromosomal masses derived from the chromosomes of the preceding stage, showing progressive diffusion.

Fig. 7. Formation of the first vesicle.

Fig. 8. Stage showing three vesicles.

Fig. 9. All four vesicles formed, showing the three size classes, one large, two medium and one small sized one. Nucleolus present in the largest vesicle. Chromatin becoming thready.

Fig. 10. Four vesicles with the definite number of chromatin threads discernible; four in the large, two in each of the medium, and two in the small vesicle.

Fig. 11. Condensation of chromatin threads.

Fig. 12. Early stage in the elongation of the vesicles. Chromatin in the small vesicle in the form of two masses, but still diffuse. Stalk in line with the long axis of the vesicles.

Fig. 13. Later phase in the elongation of the vesicles. Stalk at right angles to the long axis of the vesicles. Chromosome bodies (heterochromosome) in the small vesicle still lagging in their condensation.

Fig. 14. Greatest elongation reached by the vesicles. Chromosomes almost fully condensed, but still rounded. Granular substance in two small masses on the surface of the vesicle of the heterochromosome. Walls of vesicles becoming less distinct. Chromosomes aligned.

Fig. 15. Transverse section through stage like that of Fig. 14, vesicles with delicate but definite walls, heterochromosome comparatively more diffuse than in Fig. 14.

Fig. 16. Same as Fig. 14, but fibres appearing connected with a pair of half-chromosomes, one of which also is becoming angular.

Fig. 17. Walls of vesicles disappearing. Fibres connected with several half chromosomes which show a corresponding angularity. Alignment in large vesicle belated.

Fig. 18. Metaphase, or very slightly later. Fibres completely formed.

Fig. 19. Early anaphase.

Fig. 20. Anaphase, with chain of four half-chromosomes as usual still showing no sign of division.

Fig. 21. Late anaphase.

Fig. 22. Early telophase.

Plate 6.

Fig. 23. Telophase, with beginning constriction of cell body.

Fig. 24. Later telophase, with mid body on the spindle.

Fig. 25. Interkinesis. Derivatives of chain of four still recognizable because of tandem formation.

Fig. 26. Thready processes appearing at the ends of the chromosomes.

Fig. 27 to 31. Different phases in the alignment of the chromosomes preparatory to the second spermatocyte division.

Fig. 32. Alignment complete, but one chromosome separated by some distance from the other four.

Fig. 33. Alignment complete, with heterochromosome in terminal position.

Fig. 34. Alignment complete, with heterochromosome subterminal.

Fig. 35. Early anaphase.

Fig. 36. Anaphase. Lower cell in polar view, showing one group of chromosomes and circular structure of interchromosomal fibres.

Fig. 37. Late anaphase, with beginning constriction of cell body.

Fig. 38. Telophase, with heterochromosome pushed out of alignment.

Fig. 39. Telophase.

Fig. 40. Spermatids, showing two and three chromosomes respectively.

Fig. 41. Double spermatid (after first fusion), showing two nuclei with two and three chromosomes respectively.

Fig. 42. Quadruple spermatid (after second fusion), showing four nuclei with diffuse chromatin.

Fig. 43. Quadruple spermatid, showing that nuclei belong to two size classes. In this case, those at lower focus are larger.

Fig. 44. Formation of sperm tails and middle piece in connection with each nucleus.

Studien über die Phylogenie der Trematoden.

IV. The life histories of *Plagioporus silliculus* and *Plagioporus virens*, with special reference to the origin of *Digenea*.

By

D. Sinitsin, Washington, D. C.

With 15 Figures in the text.

Contents.

	Page
Description of <i>Plagioporus silliculus</i>	409
Description of <i>Plagioporus virens</i>	415
Discussion of the life cycle and classification of the species described .	419
The development of the ovary in <i>Digenea</i>	421
Outlines of the general morphologie of <i>Digenea</i>	424
1. Miracidium	425
2. Parthenita	431
3. Cercaria — Adolescaria — Marita	434
Discussion of the diagrams	436
Origin of genitalia in <i>Digenea</i>	440
Relationship of <i>Digenea</i> to other groups of animals	446
Bibliography	454

Description of *Plagioporus silliculus* n. sp.

A. Euparthenita. Unknown.

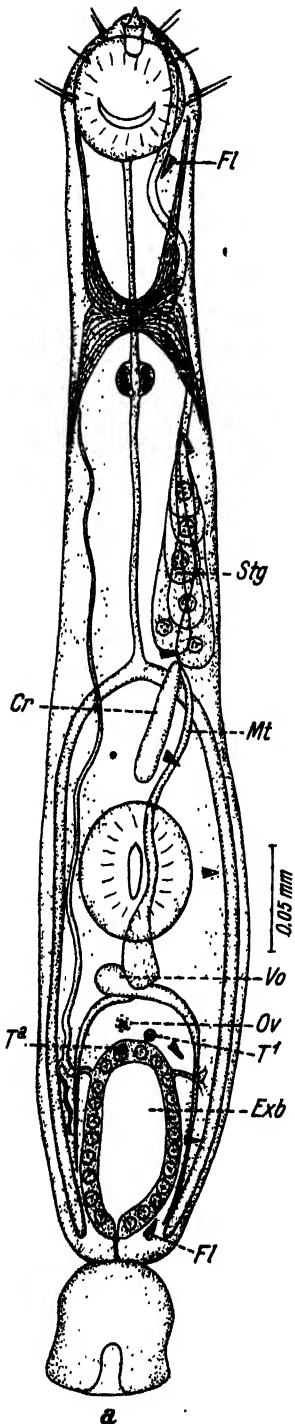
B. Pseudoparthenita. Simple, sporocyst-like worms. The length of a mature specimen reaches 5 mm., the width 0,4 mm.

The host: *Gonabiasis plicifera sillicula* GLD.

Location: The liver.

Locality: Oregon.

The type specimen: U.S. Nation. Mus. Helminthological Collection No. 28379, collected by D. SINITSIN, June 2, 1929 in Oak creek, near Corvallis, Oregon.



C. Cercaria (Fig. 1a). The cercaria has a very long and mobile body, with a short and cup-shaped tail. The length of the body is about 0,6 mm. and the width about 0,1 mm. The length of the tail is 0,06 mm., the breadth 0,05 mm. The longitudinal diameter of the oral sucker is 0,06 mm., the transversal diameter, 0,05 mm. The ventral sucker, situated in the posterior third of the body, has the same shape as the oral, but its diameters are slightly larger. There is a fancy-shaped stylet (Fig. 1b), in the upper lip, which is 0,03 mm. of the length. No less than 12 stylet gland cells are situated in the space between the pharynx and the cecal furcation. The diameter of the pharynx is less than 0,02 mm.; the oesophagus is a little longer than the prepharynx. The ceca start, approximately, in the middle level of the body and reach the posterior end of it. The cephalic ganglion is well developed, and is situated just in front of the pharynx. There are, at least, six pairs of sensitive hairs, arranged symmetrically in the area of the oral sucker. A simple, thick-walled excretory bladder, with two principal vessels, which start not far from its stop, is well outlined; its top scarcely reaches the anlage of the anterior testis. There are, at least, seven pairs of the flame-cells, three of which are situated in the preacetabulum region, three in the postacetabulum region and one on the level of the acetabulum. The genitalia,

Fig. 1a. *Plagioporus siliculosus* SIN. Cercaria. From the ventral side. Cr cirrus, Exb excretory bladder, Fl flame cell, Mt metraterm, Ov ovary, Stg stylet glands, T1, T2 testes, Vo primordium of the vitello-ootype part of the genitalia. Fig. 1b. The stylet of the cercaria.

Exb excretory bladder, Fl flame cell, Mt metraterm, Ov ovary, Stg stylet glands, T1, T2 testes, Vo primordium of the vitello-ootype part of the genitalia. Fig. 1b. The stylet of the cercaria.

with their ducts, are well developed and they occupy the position which is characteristic for the Genus *Plagioporus*.

The host: *Goniabasis plicifera silicula* GLD.

Location: The liver.

Locality: Corvallis, Oregon.

Type specimens: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28379, collected by D. SINITSIN, June 2, 1929, in Oak creek, near Corvallis, Oregon.

Biology. In the laboratory conditions, the cercariae, after having left their host, crawl on the bottom of the container, with the aid of their suckers. Sometimes they stop crawling, adhere to the bottom with their tails and stand vertically, their body being stretched out in a thread. In such a position the cercariae remain several minutes, wagging their bodies to and fro, as if sensing for something around. Then they return to crawling. They respond to every moving body by bending in the direction of its movement, but do not leave the bottom unless the moving body is a crayfish. In the latter case they leave their places and attach themselves to it in order to encyst there. The period of free life

of cercariae is comparatively short: no more than twenty hours.

D. Adolescaria (Fig. 2). The adolescariae live, encysted, in the muscles of the species of *Potamobius*. The diameter of cysts ranges from 0,15 mm. to 0,5 mm., while the length of the worms is from 0,3 to 1,5 mm. During this period of life, enclosed in a cyst, adolescariae not only grow up considerably, but also change their anatomy, undergoing a kind of metamorphosis. The principal changes concern the prea-

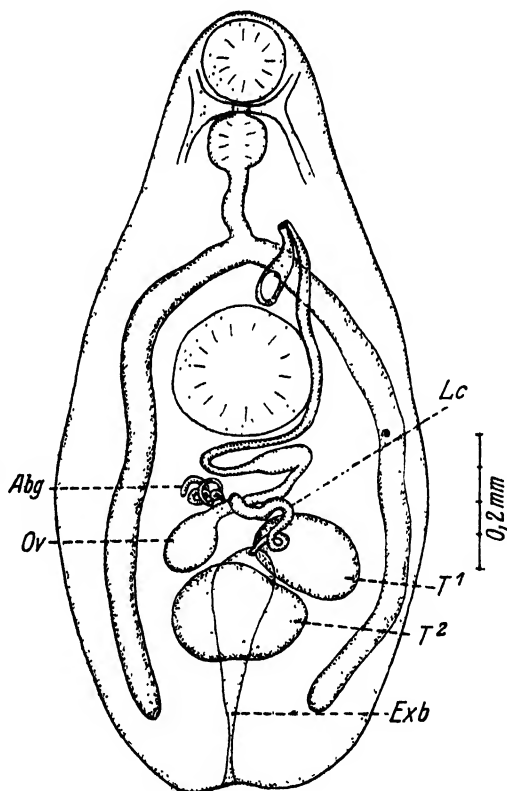


Fig. 2. *Plagioporus siliculus* SIN. Adolescaria. From the ventral side. Abg albumin gland, exb excretory bladder, Lc LAUERER'S canal, T1, T2 testes, Ov ovary.

cetabulum area, which becomes much shorter, so that the prepharynx nearly disappears and the cerebral ganglion approaches closely to the oral sucker. To my regret, I had no opportunity to study the changes in detail, so that I can not certify that in this case a real metamorphosis occurs similar to that which was described by SZIDAT (1929) for *Strigea adolescariæ*. In my experiments, the forty minute old adolescaria showed but very dim outlines of its intestine and ventral sucker, as if they were dissolving in the surrounding tissues; but in a five day old adolescaria these organs were quite distinct, and the ceca scarcely reached the posterior border of the ventral sucker. It is hardly admissible that such changes could be brought about only by a simple growth of the cercaria organs. However, the changes that the cercaria undergoes, during its development into adolescaria, are so considerable, that it would be impossible to identify them unless an experiment proved their identity. A similar case was described by MCCOY (1928, 1929) for *Hamacreadium mutabile* LINTON. The cercaria of *H. mutabile*, which is very like that of *Plagioporus*, possesses a well developed pharynx; but the remainder of the intestine is not discernible. The preacetabular portion of body is nearly equal to the postacetabular; the ventral sucker is slightly larger than the oral; the excretory bladder occupies the posterior third of the body, behind the acetabulum. The adolescaria of the same species has a well developed intestine, the branches of which reach the posterior end of the body; the preacetabular portion of it is about half as long as the postacetabular; the ventral sucker is two times as large as the oral; the excretory bladder extends in front of the ventral sucker. As MCCOY has obtained adolescariæ experimentally, there is no room for doubt that in this case the cercariæ develop into adolescariæ by aid of a metamorphosis. Perhaps the members of the family *Allocreadiidae*, either wholly or in part, undergo a metamorphosis during the adolescaria phase.

The host: *Potamobius* sp.?

Location: The muscles of abdomen chiefly.

Locality: Oregon.

The type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28383, collected by D. SINITSIN, June 19, 1929 from the abdominal muscles of *Potamobius* sp.? from Oak creek, near Corvallis, Oregon.

Biology. It appears that adolescariæ of *P. siliculus* encyst only in the *Potamobius* species: at least they did not attack young fishes, snails and insecta larvae that I offered them in the course of my experiments, but they readily attacked crayfish. How the cercariæ attack

their victim and get inside of it, may be learned from the record of one of my experiments, which follows: A young crayfish, about 10 mm. in length, was put in a container, where a snail, from which cercariae were issuing, was kept. The latter occupied the bottom of the container, on which they stood, like sentinels on watch, moving their heads to and fro. The moment the crayfish happened to pass near them, they bent their bodies in its direction, stretching themselves into a thread. If a cercaria happened to touch the crayfish it immediately adhered by means of its oral sucker and loosed itself from the container bottom. When a cercaria attaches itself to the surface of its victim, it never leaves, but keeps crawling about in quest of a convenient place to bore into. This always proved to be the ventral surface of the abdomen. While crawling, cercariae use both suckers, but when they bore, they attach themselves to the chitin of the crayfish by means of their tails, and bore without using the suckers. It is worth mentioning that cercariae never bore between the plates where the chitin is thinnest, but just in the central portion of it, which is rather thick: perhaps this is so, because there is, for a cercaria, danger of being smashed between the abdominal rings, when the crayfish bends its abdomen on the ventral side. The boring takes about five minutes, after which the cercaria gets inside, and worms some time among the muscles, where it finally encysts.

The development of genitalia in adoleseariae sometimes goes so far that they become able to produce eggs. Once it occurred to me to watch an adolesearia 1.5 mm., in length which had produced fifteen eggs; all the eggs were outside the body, in the space between it and the cyst walls. Whether they were fertilized or not, I do not know. It should be mentioned, at this time, that COOPER (1915) observed a similar case. He found in *Blasturus cupidus*, a may-fly nymph, an adolesearia which he supposed to be *Allocreadium commune* (OLSSON). The large number of eggs which it had produced must have been fertilized since he saw "several free-swimming miracidia, distributed throughout the soft tissues of the whole nymph from the head region to the tail (pp. 198 to 199)". If we take into consideration that three more representatives of *Allocreidiidae* are known, which live, as adoleseariae, in crustacea and are able to produce eggs, then we must admit that this faculty is rather common in that family. The species referred to are: *Distomum agamos* LINSTOV, *Astacotrema cirrigerum* (BAER) and *Distomum reinhardi* LINST. In connection with this there are to be mentioned the papers by DOLLFUS (1924 and 1929) dealing with the same subject, although related to representatives of other families of Digenea.

E. Marita (Fig. 3). The type specimen is about 2,5 mm. in length and 0,57 mm. in breadth. The body is fusiform, a little broader posteriorly. The cuticle is devoid of spicules. The oral sucker is subterminal,

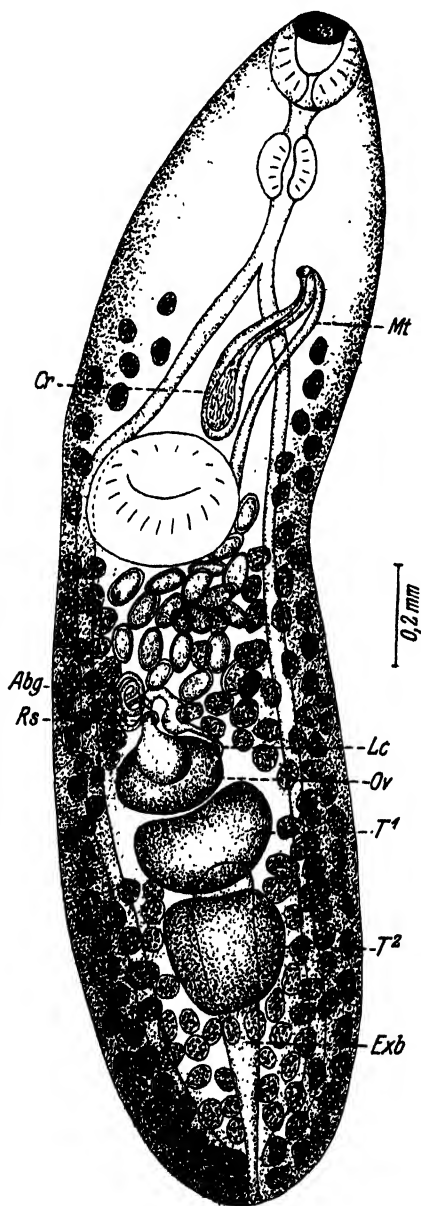


Fig. 3. *Plagioporus silliculus* SIN. Marita. From the ventral side. Abg albumin gland, Exb excretory bladder, Lc LAURENCE canal, Mt metacercum, Ov ovary, Rs receptaculum seminis, T1, T2 testes.

its longitudinal diameter is about 0,2 mm., and the transversal 0,17 mm. The ventral sucker, 0,3 by 0,27 mm., is larger transversally, and is situated at the beginning of the second third of the body length. There is a short prepharynx, in normal conditions, barely discernible. The pharynx is about 0,12 mm. in diameter, and is a little longer than broad. The oesophagus is about the same length as the pharynx. The ceca begin approximately half way between the suckers and reach to the posterior end of the body. The excretory bladder is simple, its distal portion, rather narrow; its bottom extending no farther than the level of the anterior testis. The principal vessels start not far from the top of the bladder, and branch themselves into anterior and posterior vessels before reaching the ceca. Two testes and the ovary are close to each other, in the postacetabular region. The posterior testis is nearly spherical, or irregularly square; the anterior is kidney-shaped, with its longer axle directed transversally. Both testes lie in the median line, one behind the other, but the ovary lies a little to the right. The ovary is smaller than the testes and oviform; anteriorly it is differentiated into

a half-spherical compartment, filled with ripe eggs. There is a rather spacious chamber for fertilization, which opens into a well developed LAUERER's canal. In front of the ovary, there is the albumin gland, which appears as a tangled system of tubules. To the right and in front of the ovary a spacious ootype complex lies. The first loop of the uterus goes to the right, then curves sharply to the left and passes the acetabulum posteriorly; the metraterm opens on the level of the ceca bifurcation, from the left. The cirrus-sack, with vesica seminalis inside, lies obliquely, with its bottom not quite reaching the anterior margin of the acetabulum. The follicular vitellaria occupy the whole space between the organs of the postacetabular region, and stretch, in front of the acetabulum, up to the level of the ceca bifurcation. Only the region occupied by the testes and the ovary is entirely free from the vitelline follicles. The eggs are fifty-eighth by forty two μ . and are furnished with a small operculum about twelve μ . in diameter.

The host: Species of fresh-water fishes.

Location: Intestine.

Locality: Oregon.

The type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28371, collected by D. SINITSIN, July 4, 1929, in the intestine of *Salmo clarki* from Oak creek, near Corvallis, Oregon.

Cotypes: Nos. 28372, 28373, 28374.

Description of *Plagioporus virens* n. sp.

A. Euparthenita. Unknown.

B. Pseudoparthenita. Simple, sporocyst-like worms. The length of a mature specimen reaches 1,5 mm., the width 0,12 mm. Very similar to the preceding species, but is about one-third as large.

The host: *Fluminicola virens* LEA.

Location: Liver.

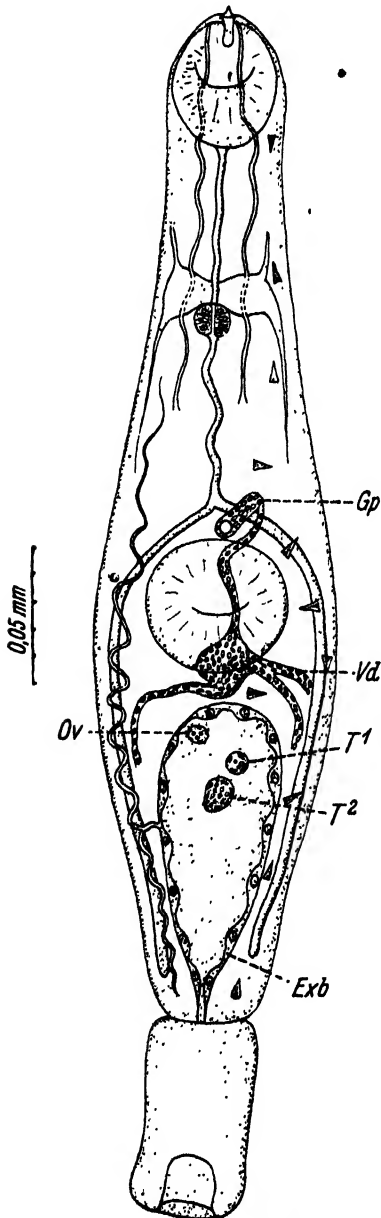
Locality: Oregon.

The type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28380, collected by D. SINITSIN, July 28, 1929, in *Fluminicola virens* from Williamette River, Oregon.

The cotypes: Nos. 28381, 28382.

C. Cerecaria (Fig. 4). In general it resembles the cercaria of *P. siliculus*. It has a very mobile body which can stretch itself into a thread; when relaxed, its body is fusiform, the broadest portion being in the area of acetabulum. The length of body is 0,35 mm. and the breadth 0,09 mm.; that is, one-half the cercaria *P. siliculus*. The oral

sucker is longer in the longitudinal direction, 0,04 by 0,035 mm. The ventral sucker is nearly circular, its diameter about 0,05 mm., and is situated at the beginning of the second half of the body length. The



stylet is simpler and smaller than that of the preceding species, its length being 0,015 mm. There may be stylet glands, too, but I could not distinguish them, though their ducts could be seen. The prepharynx is very long, so that the pharynx appears to be equally distant from both suckers. The ceca are scarcely distinguishable and seem to reach to the posterior end of the body. The cephalic ganglion, just in front of the pharynx, is well developed. No bristles on the head were seen. A simple, thick-walled, excretory bladder reaches the anlage of the vitelline reservoir; its principal vessels start, approximately, in the middle portion of it. There are, at least, eleven pairs of the flame-cells: four in the preacetabular region, four in the postacetabular, and three in the area of the acetabulum. The anlages of all the principal parts of genitalia are well developed; the testes and ovary being situated in the area of the excretory bladder. The anlage of the cirrus-sack represents a cylindrical body lying obliquely across the left branch of the ceca, wholly in front of the acetabulum.

The host: *Fluminicola virens* LEA.

Location: Liver.

Locality: Oregon.

The type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28380, collec-

Fig. 4. *Plagioporus virens* SIN. Cercaria. From the ventral side. Exb excretory bladder, Gp genital pore, Ov ovary, T1, T2 testes, Vd vitelline ducts.

ted by D. SINITSIN, July 28, 1929, in *Fluminicola virens* from Willamette River, Oregon.

The cootypes: Nos. 28381, 28382.

Biology: The behaviour of cercariae, after they have left their host, is so similar to that of the preceding species, that in order to avoid repetitions I will point out only its differences: the cercariae of *P. virens* do not pay particular attention to passing crayfishes and do not attack them: neither do they attack the larvae of insects and fishes, but they do attack *Fluminicola virens*, their original host, and encyst in them.

D. Adolescaria. The cysts are from 0,22 to 0,3 mm. in diameter; the size of the worms ranges from 0,2 to 1,00 mm. The main feature by which this species differs from the preceding, is its spacious excretory bladder, which reached to the vitelline reservoir.

The host: *Fluminicola virens* LEA. and the parthenitae living in it.

Location: Liver of the snail and the cavity of the parthenitae.

Locality: Oregon.

The Type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28385, collected by D. SINITSIN, July 28, 1929, in the parthenitae of an unidentified trematode, in the liver of *Fluminicola virens* LEA. from Willamette River, Oregon.

The cootypes: Nos. 28386, 28388, 28389.

Biology: About 90% *Fluminicola virens* LEA. from Willamette River have proved to be infested with the adolescariæ of this species. I never happened to find it in any other species of snail examined. Usually there are but few cysts in one snail, not more than ten, but if the snail happens to be infested with any kind of parthenita, including that of *P. virens*, then the infestation becomes more serious, and in that case the adolescariæ encyst in parthenitae. Thus, it may be deduced that a snail already infested attracts cercariae. It is worthy of note that the cercariae of *P. virens* prefer to encyst in the parthenitae which produce cercariae with two pockets attached to the oral sucker. I did not identify this species. Sometimes no one sporocyst of that kind was free from adolescariæ of *P. virens*. As in the case of *P. silicula*, cercariae of *P. virens* undergo a process of metamorphosis while encysted. In my experience I never came across an adolescaria which would produce eggs, as in the case of *P. silicula*.

E. Marita (Fig. 5). The type specimen measures 4 mm. in length, 0,8 mm. in width, at the level of the ventral sucker, and 0,6 mm., at the level of the anterior testis. The cuticle is devoid of spines. The

body shape is fusiform. The oral sucker is subterminal, circular in shape, and its diameter, in the type specimen, is 0,25 mm. The ventral sucker is transversally oval, approximately one-third larger than the oral, and in the type specimen is 0,4 by 0,35 mm. It is situated at the end

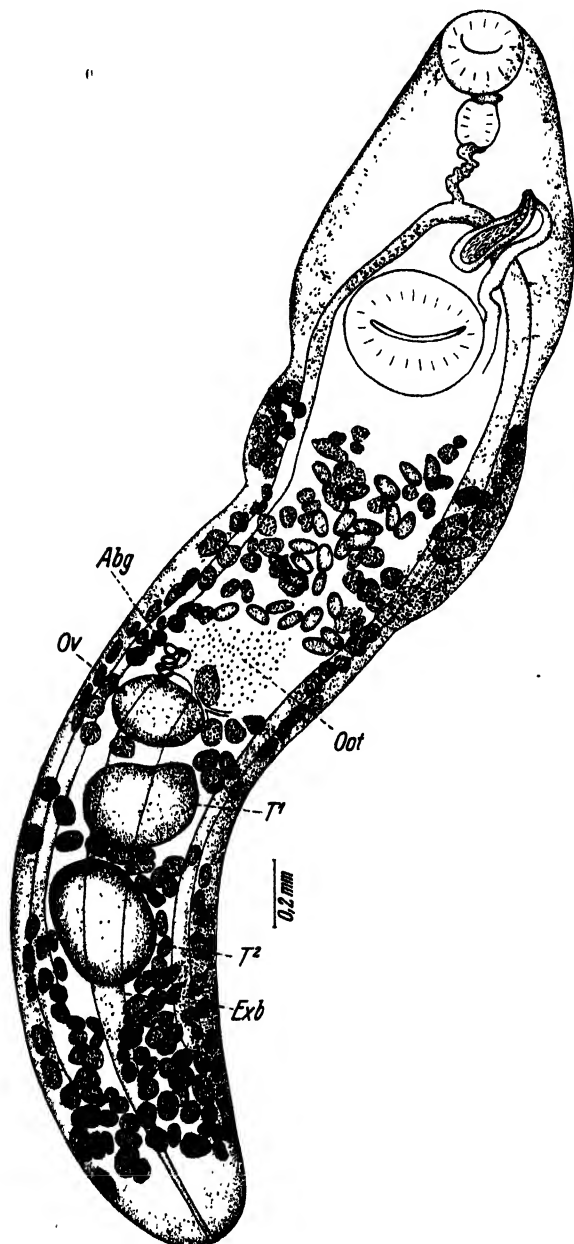


Fig. 5. *Plagioporus virens* SIN. Marita. From the ventral side. ? Abg albumin gland, Exb excretory bladder, Oot ootype complex, Ov ovary. T1, T2 testes.

of the first third of the body length. A short prepharynx is followed by a pharynx, nearly spherical, whose diameter, in the type specimen, is 0,13 mm. The oesophagus is about one and one-half times as long as the pharynx. The point of bifurcation of the intestine is located at two-thirds the distance from the oral sucker to the acetabulum; the ceca do not reach the posterior end of the body, but stop a little behind the posterior testis. The excretory bladder is simple, tubular, with a club-shaped end which reaches the vitelline reservoir, in front of the ovary. The principal vessels begin in front of the middle portion of the bladder, and divide themselves into the anterior and posterior vessels, before reaching the ceca. The testes and the ovary are not so close to each other, as in the case of *P. siliculus*, so that a number of vitelline follicles find a place between them. The posterior testis is transversally oval; the anterior is kidney-shaped, with its large curvature directed posteriorly. The ovary is oval, without a compartment for ripe eggs. Both testes are situated tandem, the anterior testis slightly to the left. The ovary is at the right side. In front and to the right of the ovary there is the albumin gland, and to the left — a spacious ootype complex, like in *P. siliculus*. The cirrus-sack, with vesica seminalis in its posterior third, lies obliquely on the left ceca, wholly in front of the acetabulum. The vitelline follicles are spread through the whole posterior part of the body up to the ventral sucker. The eggs are fifty-eight μ . by forty-two μ . and are furnished with a small operculum 12 μ in diameter.

The host: The fresh-water fishes.

Location: Intestine.

Locality: Oregon.

The type specimen: U. S. Nat. Mus. Helm. Coll. No. 28375, collected by D. SINITSIN, July, 1929, from a *Cottus* sp.? from Siouslow River, near Mapleton, Oregon.

The cootype specimens: Nos. 28376, 28377, 28378.

Discussion on the life cycle and classification of the species described.

Owing to the far advanced development of the adolescariæ of both species, there was no pressing necessity for experimental proof that they belong to the maritæ found in fishes; the more so, since, in many cases, fishes examined contained martiæ of several ages, among which were worms just from their cysts. Besides, it happened that these two species of distomes were naturally isolated from each other: Oak creek

was densely populated with *Goniobasis plicifera silicula*, the host of cercariae of *P. siliculus*, and there were but very few *Fluminicola*, while Willamette River and Siouslow River had not *G. p. silicula*, but abounded in *Fluminicola virens*, the host of *P. virens*; in accordance with that, fishes from Oak creek were infested with *P. siliculus* and those from Willamette River and Siouslow were infested with *P. virens*. I found only once, and just one specimen of *P. siliculus*, in trout from the Willamette River, but it might have been infested with that parasite in Oak creek, which is a tributary of Willamette River.

Following the principles of classification of *Allocreadiidae*, as they were established by STOSSICH and ODHNER, and according to which the position of cirrus-sack relative to acetabulum is to be considered as a generic character, both species, above described, ought to be referred to the genus *Plagioporus* STAFFORD, 1904. STAFFORD has described, under the name *Plagioporus serotinus* n. g. n. sp., a fluke from a Canadian fresh-water fish, *Moxostoma macrolepidotum*, but his description, owing to the scarcity of material possessed, is not quite sufficient for identifying the species. However, he was right in referring his finding to a new genus, as it could not fit any of those known.

The diagnosis of the genus will be as follows:

Genus *Plagioporus* STAFFORD, 1904.

The fresh-water Allocreadinae, in which the cirrus-sack lies wholly in front of the ventral sucker. The genital pore is situated on the level and to the left of the cecal bifurcation.

The incerta sedis characters¹: Pseudoparthenitae are sporocyst-like and live in the fresh-water *Gastropoda*. The cercariae are short tailed.

Species *P. siliculus* SINITSIN.

The *Plagioporus distomes* in which the excretory bladder extends no farther than the posterior testis. Testes and ovary are close to each other. The vitelline follicles spread up to the level of the ventral sucker, but do not enter between the ovary and testes. The oral sucker is smaller than the acetabulum. The ceca reach the posterior end of body.

The parasites of fishes. The sporocyst-like pseudoparthenitae develop in *Goniobasis plicifera silicula*. Cercariae are short tailed. The adoleseariae encyst in cray-fishes.

¹ Until a larger number of species is studied it is unknown, whether these characters are to be listed among generic characters or among the specific ones.

Species P. virens SINITSIN.

The *Plagioporus distomes* in which the excretory bladder extends up to the ootype complex. The ovary and testes are not so close to each other as to prevent some follicles of vitellaria to enter between. The vitellaria spread up to the pharynx. The ceca pass the posterior testis, but do not reach the end of the body. The oral sucker is smaller than the acetabulum.

The parasites of fishes. The sporocyst-like pseudoparthenitae develop in *Fluminicola virens*. The cercariae are short tailed. The adoleseariae encyst in *Fluminicola virens*, preferably in pseudoparthenitae, either of their own species or of another.

The development of the ovary in Digenea.

The embryology of genitalia is a subject that students on trematodes prefer to speak of as little as possible: no wonder, as the technical difficulties found considerably overweigh the results one can expect from such a study. That is why we can name only two scientists, SCHWARZE and LOOS, who made the study of the embryonal development their special object for investigation. SCHWARZE (1885) found that the first anlage of genitalia becomes discernible very early in the development of a cercaria, and that it has, at this time, the shape of a spherical body, which, later on, subdivides itself into three separate anlages; from those anlages, eventually, develop all parts of genitalia. However, SCHWARZE did not observe the processes of differentiation of the anlages into one or another part of the genitalia, but offered it as a more or less probable supposition. He believes that the anterior anlage gives rise to the cirrus; the intermediate, turns into the ovary and uterus, and the posterior anlage develops into both testes. LOOSS (1894) has come to somewhat different conclusions; he believes that there must be no less than five anlages, from which the genitalia develop: one for the cirrus and the metraterm, two for the testes, two for the ovary, ootype, uterus and vitellaria. But all the same, most of his conclusions about the origin of the organs listed above, were only guesses, particularly about the origin of the ovary, which is of special interest to us. The first words with which Looss begins the paragraph devoted to the origin of the ovary — “Größere Sorgfalt erfordert nun die Auflösung des erwähnten Zellenhaufens . . .” (p. 254), — are to be applied also to his conclusion that the ovary develops from the same anlage from which the uterus and the ootype complex differentiate.

Every one who ever studied the genitalia of cercariae has to admit that making statements concerning the relations of their parts is a very delicate task. The primary genital ball appears very early in the development of cercariae, so that its cells are hardly distinguishable from the embryonal cells of other tissues composing the body of the embryo, and at the time when it becomes possible to tell one sort of cells from another, the germ ball appears already differentiated into several, seemingly independent, parts. Besides that, the parts of the genitalia adhere to each other so closely that usually it is impossible to find out whether they are connected or not, and sections from that part do not help in this case. Fortunately, there are, in Digenea, rather numerous specific variations concerning both the time and the place of the appearance of one or another anlage. Thus, it may happen that one of the

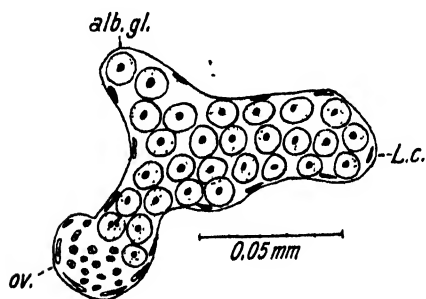


Fig. 6. The anlage of the ovary complex of a young marita of *Plagioporus virens*.

anlages develops considerably later than the others; then it becomes possible to distinguish it and learn its relation to the rest of them. The cercariae of *Plagioporus* proved to be just an example of such a case. The anlage of the ovary makes its appearance only at the end of the development of the cercaria, when the cirrus-sack, metraterm, uterus, ootype complex, the principal ducts of vitellaria and testes are already well outlined, so that it was easy enough to observe its development. There was one more condition favorable for study: the anlage of the ovary is situated rather close to the ventral surface, while that of the vitelline reservoir, which usually represents the main obstacle in distinguishing the ovary, is removed to the dorsal side; besides, the ovarian anlage is a little behind the reservoir, so that it can be seen distinctly, without the necessity of preparing sections from that part.

The earliest phase of the development of the ovary that I could distinguish was that of four cells (Fig. 1, 4). The cells are composed of oval nuclei surrounded by a thin layer of protoplasm; on all sides they are coated with a layer of rather flattened cells with spindle shaped nuclei, in which one can easily recognize Looss' "spindelförmige" anlage of the future tunica proper of the ovary. This phase is, at the same time, final for the development of the genitalia in cercariae; the next phases are to be studied in adoleseccariae and young maritae. The cells of anlage,

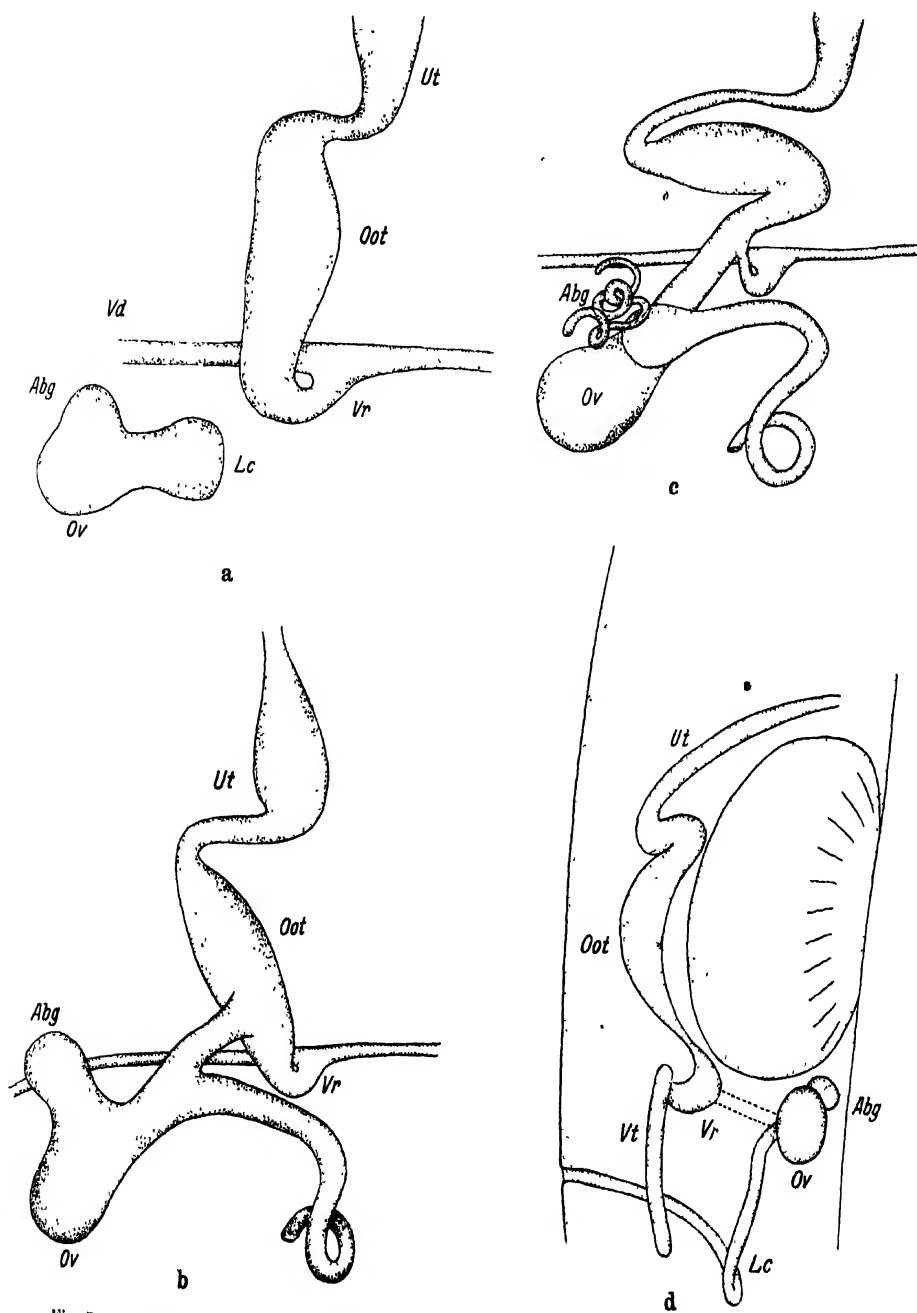


Fig. 7. a-d Three consecutive phases of the development of the genitalia in *Plagioporus*. Half-schematic. *Abg* albumin gland, *Lc* LAUVERERS canal, *Oot* ootype complex, *Ov* ovary, *Ut* uterus, *Vd* vitelline duct, *Vr* vitelline reservoir, *Vt* vitellaria a-c from the ventral side, d from the right side.

in adolescariæ, multiply and the anlage itself acquires the shape of a trilobate body (Fig. 6). The one lobe is directed forward and to the right, and is the anlage of the albumin gland; the other is directed transversally to the left, and is the anlage of the oviduct and LAUERER's canal; the third lobe preserves its original position, and is the anlage of the ovary itself. At this time the cell nuclei also change, and acquire a vesicular appearance. Only the nuclei of the basal portion of the ovary retain their original form. During this phase the ovary complex remains independent of the vitellar complex, and I could not find any communication or connection between them, that occurs later on, when the anlage of LAUERER's canal develops into a band of cells reaching the dorsal surface of the adolescaria body. To my regret I had no opportunity to observe how that connection was completed, — whether it sprang from the ovary complex or the vitellar complex; however it might be, the connection takes place between those points of both anlages which are nearest to each other (Fig. 7 a, b, c, d).

Thus my study of the development of the genital system in cercariæ and adolescariæ of *Plagioporus* has proved that the anlage, from which the ovary, albumin gland and LAUERER's canal originate, originates independently of the anlage, from which the rest of the genitalia develop. This must be construed as a rule common to all digentic trematodes. The contradictory assertions of SCHWARZE and LOOS, which were in fact only their guesses, I consider untenable.

Outlines of the general morphology of Digenea.

It would not be an exaggeration of a pessimistically inclined mind to assert that the general morphology of digenetic *Trematodes* does not exist. In fact, all that we have done in that direction is summaries of anatomical data, which do not pass the limits of a family; as for a general type of Digenea, that would be accompanied by a corresponding diagram, such is unknown, and in the treatises dealing with trematodes as group, where we could expect to see it, we find only an image of a distome which the writer, for some reason, has chosen to be a type. In addition, among all attempts of generalization in the province of trematode morphology there is none that would take into consideration all forms that compose the life cycle of *Digenea*¹: only maritæ, the parasites of vertebrates,

¹ The present writer tried, in 1910—1911, to do that, but, as SZIDAT recently (1929) mentioned, "SSINITZIN mit seiner Forderung zu früh gekommen (p. 682)". I hope that this time I am not "too early" again.

and perhaps because of that, are taken in such researches as representatives of the class. Undoubtedly in this case we have to deal with an old presumption, that snails are only "intermediate" hosts, and, therefore the sporocysts and rediae that live in them are nothing more than a kind of larvae that developed later on, secondarily, in the evolution of *Digenea*. But it is a mistake to consider sporocysts and rediae as larvae of maritae living in vertebrates: even if we accept,—I do not,—that they are larvae, we must not forget that they are larvae of the parthenogenetic generation, which deserves our attention as much as the marita generation. No one has, or ever will have a direct proof, which of these generations came to parasitism first. For my part, I believe that *Gastropoda* and Parthenitae were the first to appear in the evolution of the parasitism in trematodes. That imposes upon me, and upon all who share that idea, the obligation of giving the parthenitae due consideration in outlining the general type of *Digenea*. Of course some larval organs, particularly those which bear clear insignia of their origin as adjustments to special conditions of the larval life, are to be considered of less importance for planning the general type, than the organs of the mature worm, but it is not the reason for condemning the larvae as an object unfit for that purpose. Therefore, in my present attempt to build a general type of *Digenea*, I am going to collect the material for it from all forms that compose the life cycle of *Digenea*, giving none of them a preference, not even a parthenita, which, according to my views, is the main source of the characteristics that the ancestor of *Digenea* possessed.

1. Miracidium.

The organism of a miracidium represents the sum of the characteristics which are a result of changes that the body of its hypothetical ancestor underwent during its evolution. Some of the changes were progressive, some retrogressive. As the parasitism tends to simplify all organ systems, except a few that serve a special function, naturally, we have to admit that the ancestors of miracidium possessed an organism of a higher standing, than that of a recent miracidium. From that it follows, that in quest of the palingenetic characteristics which we need for restoration of the organism of that ancestor, we have to take into consideration, not the simplest forms of miracidia, — as would be necessary if we were dealing with any animal, living a free and independent life, — but the most complicated. Such a rule is to be followed in all cases where it concerns the phylogeny of parasites. RAUTER (1930), for instance, begins the paragraph dealing with the relations-

hip of nematodes with the following words: "Bei der Beurteilung der Beziehungen der Nematoden zu anderen Tiergruppen wird man, nach allem, nicht nur das Verhalten einfachster freilebender oder parasitischer Formen oder den imaginären 'primitiven Nematoden', zugrunde legen müssen, sondern die ganze Breite der Nematodenorganisation, und selbst die höchsten Organ- und Gewebedifferenzierungen, die sie umfaßt (p. 361)".

The miracidia of *Trematodes* were studied very little, and that, accidentally, — no more than it seemed necessary for understanding the life history of the species that injure the interests of man. Fortunately, the miracidia that were studied proved to be rather highly organized; so that the outlining of a general type of miracidium appears quite a feasible task. The material that I am going to use for that purpose is as follows: miracidium of *Fasciola hepatica* by LEUCKART and THOMAS, miracidia of the species of *Schistosoma* by CORT, FAUST and MELENEY, the miracidium of *Cercaria indica* XV by SEWELL, and the miracidia of *Fasciola halli*, *F. californica*, *Fascioloides magna*, and *Paramphistomum cervi*, which I, myself, studied.

The body of a miracidium is cylindrical, in which the bilateral symmetry is scarcely marked; usually it is slightly curved on the ventral side. The head end is truncated, making a base for the oral cone; the tail end is gradually tapering, but blunt. Owing to a system of transversal muscles, the body, in certain limits, may change. Thus, if the posterior part of the body is contracted, the miracidium acquires a conical shape; if the contraction takes place just behind the cerebral ganglion, then the body becomes club-shaped (Fig. 8, 9). The whole body, save for the oral cone, is covered with the ciliated epithelium which, in *F. halli*, *F. californica*, *F. magna* (Fig. 8) and *P. cervi*, is composed of twenty-one cells, arranged in five transversal rows; the first row, or ring, which makes a base for the oral cone, consists of six, nearly square-shaped cells, which are arranged in this way: one cell median and dorsal and two cells latero-dorsal; one cell ventral and median and two cells latero-ventral. The second ring is composed of six cells, also, which are similar to the first and arranged identically, that is, each cell of the second ring lies straight behind the corresponding cell of the first ring. The third ring consists of only three cells: one, the largest, occupies nearly the whole dorsal side; the two smaller ones cover the sides, and touch each other on the ventral side, medianly, tapering gradually to a point, where the ventral cell of the second ring nearly approaches the fourth ring. The fourth ring is composed of four large trapezoidal cells,

arranged so that there is a pair of dorsal cells and a pair of ventral cells. The fifth ring has only two cells, which are situated on the sides of the body.

LEUCKART and THOMAS did not count the cells of their miracidia, but from their drawings one gets the impression that the miracidium of the European liver fluke does not differ from the American in this respect. SEWELL (1922) in his description of miracidium *Cercaria indica* XV says: "The anterior pole of the miracidium is composed of six cells, and behind this is a second ring of six cells, but I was unable to detect any demarca-

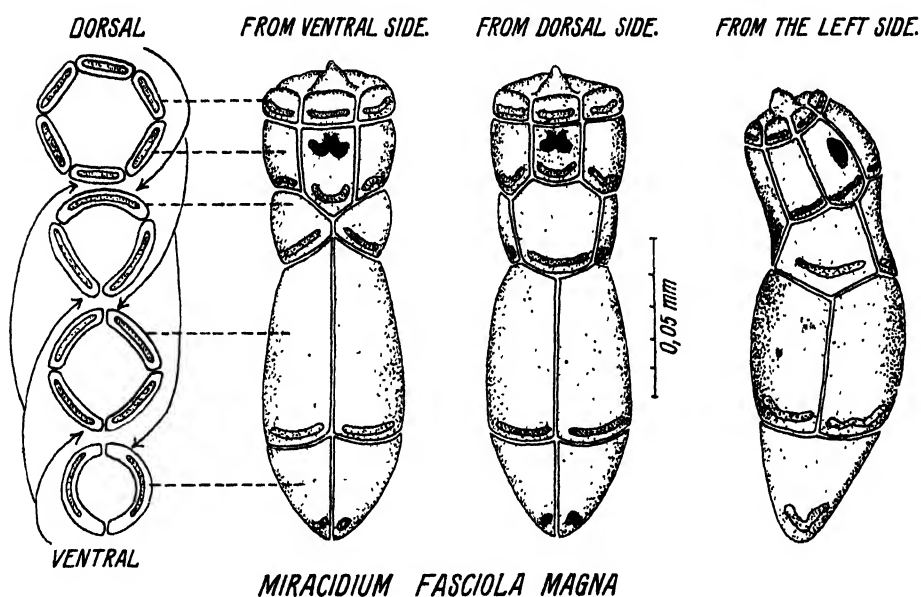


Fig. 8. Miracidium of *F. magna*. The epithelial coat.

tion between the cells composing the posterior pole of the body (p. 286)". The same author gives a description of the miracidium of *Sch. haematobium*, also, and does not mention the number of cells of the two anterior rings but as he says that "the lines of cell demarcation" are similar to those of the preceding species, one can conclude that the number must be the same, too. Thus, in all cases where the cells of the first two rings of the miracidium body could be counted, the number six is a rule. It is worth mentioning that in the cases where a miracidium possesses appendages to its body, for instance, miracidia of *Gasterostoma* (HEADWOOD, 1929—1930), their number and arrangement correspond to the same hexactinian symmetry.

Every epithelial cell is furnished with a nucleus, which in all cases examined by me, possessed, a peculiar shape, that may be compared with that of the frankfurter sausage; the nuclei are located in the posterior portion of the cells with their long axes directed transversally. If we accept, as a general statement, that there must be a relation between the shape of a nucleus and the function of the cell, to which it belongs, then we must suppose that the epithelial cells possess also a function of muscular cells, and that their contractile elements run transversally to the long axis of the miracidium body. From all that, it follows that miracidia possess a system of transversal muscles, which consists of five bands, encircling the body immediately under the rings of the epithelial cells. I had no opportunity of seeing those muscles, but observed more than once how they work. What kind of nuclei there are in the miracidia of other species of *Digenea*, is not known, but I have a strong suspicion that they are of the same shape as that just described. It is a well known fact that things which one does not expect to see under microscope possess a habit of disappearing from the field so that the observer does not actually see them; more than that, some times one sees under microscope things which do not exist at all, but which he expects to see. For instance, both LEUCKART and THOMAS expected that the polygonal epithelial cells of miracidium *F. hepatica*, ought to have an oval nucleus located in the middle of the cell body, as is the case in similar instances; they saw and put it in their drawings of miracidia, which are known to every one. But HANS VOGEL, in 1929, who had no prejudices in that respect and was not especially interested in *F. hepatica*, published a picture of the miracidium, that he made with photographic preciseness. That picture (VOGEL, Fig. 6) leaves no doubt that the epithelial cells of the European miracidia of *F. hepatica* are furnished with nuclei which do not differ from those that I have found in the miracidia of the American liver flukes.

The intestinal system is not well developed. It begins with a mouth opening at the top of the oral cone, and continues into a sack-or pear-shaped cecum, that ends long before reaching the middle of the body. There were described unicellular glands related to the intestine, but as very little is known of them, we drop them from the diagram of the miracidium.

The excretory system consists of one pair, sometimes, two pairs of flame-cells and one pair of lateral canals which open outside near the lateral margin, on the ventral side, so that their openings perforate the ventral cells of the fourth ring, not far from their exterior and posterior

corners. The question of whether a canal perforates a cell or opens between them, undoubtedly is of importance from the point of view of general morphology. Therefore we can not expect that the orifice of the lateral canals of the excretory system would be situated at the side margins of a miracidium, because it is just the line where the ventral cells of the fourth ring enter into contact with the dorsal ones. If a miracidium is studied under pressure of a cover glass it may seem that the lateral canals open at the margin of the body. That is the reason why nearly all writers saw them at the margins. So far as I can remember only SEWELL (1922) has located them at the right place (see his Plate XXXII, Fig. 2 and 3).

The central nervous system is represented by a double ganglion, which may be called cephalic, as it is situated dorsally of the intestine. About the structure of the ganglion there is a disagreement among the writers. Some, LOOSS, for instance, consider it to be fibrillar; others, as CORT and SEWELL, believe it to be granular. I do not think that such differences could in any way influence our conception of this organ as a nervous centre; perhaps both sides are right, and the cephalic ganglion can vary in its structure according to species. In my cases, for instance, miracidium of *F. halli* possessed a ganglion in which fibrilles could hardly be seen, while in the miracidium of *F. magna* the fibrillar structure of the ganglion was rather distinct. Undoubtedly the granular structure proves a rather low efficiency of a nerve centre, and thus we can expect to find a granular ganglion in those miracidia, to which their free life presents comparatively easy conditions.

There are two pairs of nerves that depart from the ganglion: one directed anteriorly, the other—posteriorly; whether they are simple or composed of a number of nerves, I could not discover. Undoubtedly, the organs called “anterior canals” ought to be discussed in connection with the central nervous system, as they really appear to be a part of it. After studying them in the miracidia mentioned before I have come to the conclusion that, first, they do not open laterally, as portrayed heretofore; and secondly, they are anything but canals. They approach, with their distal ends to the dorsal surface of the body, and start from the rear of the ganglion on its dorsal surface. For this reason they must be called “dorsal”; they consist of fibrilles that originate from the central ganglion, and therefore must be called “nerves”. A very good description of the organs was given by SEWELL for the miracidium of *Cercaria indica* XV, and as it is very similar to what I was going to propose, I cite it as follows: “A pair of anterior ducts, similar in every

way to those described in the miracidia of the schistosomes, is situated laterally, between the cephalic region and the body proper. Each duct forms a pyriform vesicle, the blunt ends of which form a slight bulge on the surface and are devoid of cilia; the narrow ends appear to be produced inwards and backwards into a tubule that runs backwards in the substance of the body as far as the region of the anterior flame cell of the same side (pp. 286—287)". In the miracidia of *F. halli*, where I studied these canals first and where they do not show fibrilles, they had such an appearance that I did not hesitate to ascribe to them a function of excretory canals and, as I could trace them as far as the posterior portion of the cephalic ganglion, I thought they reach the genital cavity and thus they could be considered as communications of the latter with the outside. The only thing that puzzled me, at it did SEWELL, was the fact that they were closed with a vesicle-like stopple. At first I thought, like most other writers who observed the same, that the vesicle is a drop of some viscous substance that comes out of the "canal"; but its unchangeable shape, in all cases, soon proved that it is a perpetual structure, a kind of a vesicle, thin-walled and transparent, that ends the "canal" outside. When, afterwards, I studied the same organ in the miracidia of *F. magna*, I found that in this case it was no more a "canal" but a bunch of fibrilles starting from the cerebral ganglion. Summarizing all these data we can conclude, that miracidium of *Digenea*, as a morphological type, possesses one pair of the dorsal organs of senses, the perceptive parts of which are located in the space between the first and second rings of the epithelial coat, in the area of the dorso-lateral cells of the rings, and which are furnished with nerve fibrilles from the hind and dorsal part of the cephalic ganglion.

The genital system of a miracidium appears to be very simple: it is one cavity, or a pair of cavities, as in the case of the miracidium of *Cercaria indica* XV SEWELL, which occupies a rather large space in the posterior part of the miracidium body. The cavity is filled with a number of eggs and embryos of the next generation. In the most cases a special orifice, or genital pore, seems to be absent, but in the cases where it can be observed, it is located at the end of the body. As there are known only two such cases, it seems worth while to describe them in detail. I studied a case in the miracidia of *F. halli*. One can not be certain that there is a genital pore in the miracidia of this species, if he studies them while they are still a free living being, because at that period of their life the orifice is closed and not perceptible, but in a miracidium that has already settled in the walls of the respiratory ca-

vity of its host, *Galba bulimoides techella*, and has begun its function of reproducing, the genital pore becomes visible. On the fourth day of its parasitary life the miracidium begins to lay eggs, which consequently develop into sporocysts, similar to their mother, except that they have not the remnants of the eye pigment which their mother preserves to the end of her life. I had a very good opportunity to watch the passing of the eggs through the pore situated at the posterior end of the body. Another case was described by SEWELL (1922). He stated

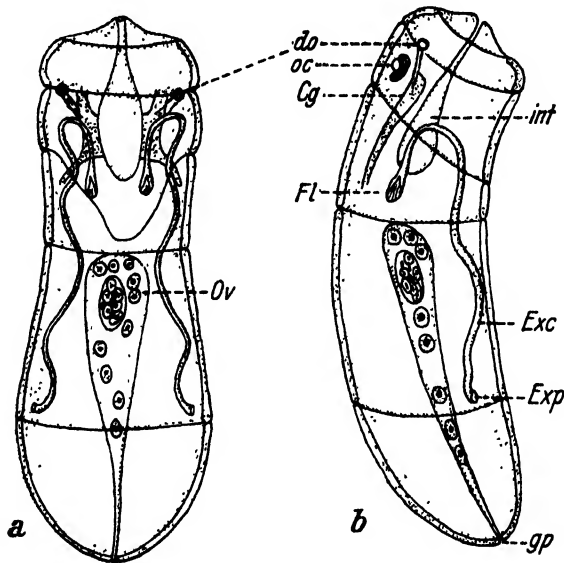


Fig. 9. 1 Diagram of the miracidium (euparthenita) of *Digenea*. *Cg* cerebral ganglion, *do* dorsal organ, *Exc* excretory canal, *Exp* excretory pore, *Fl* flame cell, *gp* genital pore, *Int* intestine, *Oc* eye, *Ov* ovary with oviduct. *a* from the ventral side, *b* from the right side.

that the sporocyst of *Cercaria indica* XV possesses a genital pore which is located at the top end of its body, and the eggs are laid through that pore. Properly speaking, it was not a miracidium, but a sporocyst; but as it was able to produce real eggs, developing later into miracidia, we must consider it as a metamorphosed miracidium, or a mature miracidium.

Diagram I (Fig. 9) summarizes all morphological data that I have considered of importance for a correct understanding of what a typical miracidium of *Digenea* is to be.

2. Parthenita.

The Sporocyst, which is a simple or branched sack stuffed with the germs of the next generation, and the Rēdia, which possesses an intestine, birth pore and ventral appendages, are two extreme forms

that a parthenita of digenetic trematodes assume. As there are, between these, a lot of intermediate forms, we can only conventionally draw a demarcation line between sporocysts and rediae; in most cases the presence of an intestine is considered a sufficient reason for calling the worm redia. From the biological point of view, there are two kinds of parthenitae to be distinguished: Euparthenitae, that produce real eggs, undergoing a process of maturation, and Pseudoparthenitae, which produce germ cells developing into the next generation without undergoing a process of maturation. As a rule, only parthenitae that represent metamorphosed miracidia are euparthenitae; the rest of them are pseudoparthenitae.

For our purpose of building up the morphological type of the parthenite generation of *Digenea*, the sporocyst form, of course, is least promising. As it is well known, the metamorphosis of a miracidium into a sporocyst is conducted with a series of changes of a degenerative character: the epithelial coat is taken off, the cephalic ganglion disappears completely, as well as the dorsal organs of senses, so that it is impossible to tell the dorsal side from ventral, etc. etc.

If it could happen that an organ of a miracidium would escape the degenerative metamorphosis, in that case we might see it in a more advanced state of efficiency. SEWELL has witnessed and described such a case in his *Cercaria indica* XV. and this deals with the circular muscular bands that I have put on the diagram of the typical miracidium. He says: "the outline of the sporocyst shows a series of transverse rings which give to it a segmental appearance: these rings are caused by circular bands of transverse muscle-fibers" "In small immature examples, the transverse muscular bands in body wall appear to be regular in their distribution (p. 284)". It is a pity that the writer had not counted those bands in the "small immature examples", I suspect that there were either five bands, or a number multiple of five.

Sometimes the metamorphosis of a miracidium goes so far that its sack-shaped body turns out into a complicated net of tubules penetrating the tissues of its host, as is the case in *Gasterostoma* and *Leucochloridia*. At one time it was believed that the branches of such sporocysts are sprouts by which the sporocyst can multiply, but careful researches of recent writers, have proved that idea to be wrong: the asexual multiplication, in any form, is entirely alien to the digenetic *Trematodes*.

The redia form, in its most advanced state (Fig. 10), represents a cylindrical body on which a bilateral symmetry is expressed by a pair of ventral appendages and the birth cone, on the left of the ventral

surface. Anteriorly, the body is tapering into an oral cone; posteriorly, into a tail; the oral cone, posteriorly, is bordered by a ring-shaped collar ridge; the ventral appendages are located at the base of the tail; the birth cone is close to the collar ridge. The intestinal system is composed of a small mouth cavity that opens at the top of the oral cone, of a strong pharynx, and of a simple, sack-shaped cecum, that usually reaches the ventral appendages. The excretory system consists of a number of flame-cells arranged in pairs, and of a pair of lateral ducts

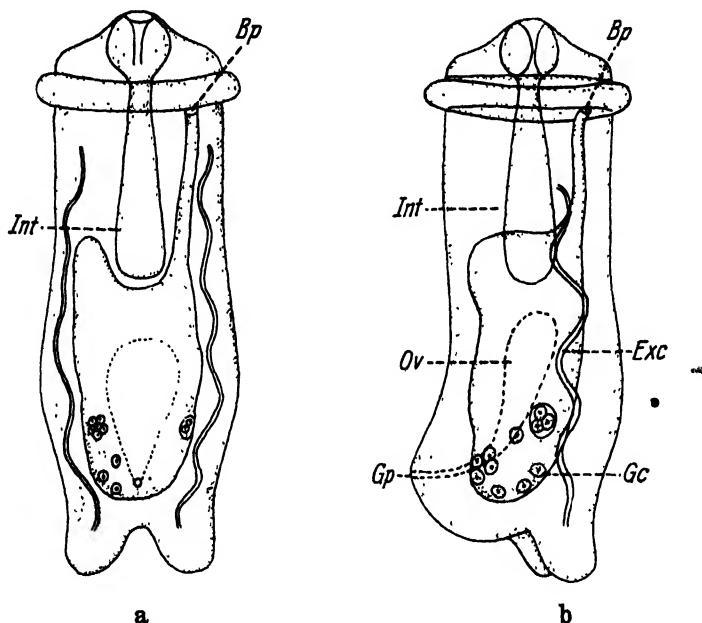


Fig. 10. II Diagram of the redia (pseudoparthenita) of *Digenea*. *Bp* birth pore, *Exc* excretory canal, *Gc* germinal cavity, *Gp* the genital pore and *Ov* the ovary, that belong to the euparthenita, *Int* intestine. *a* from the ventral side, *b* from the right side.

that open outside either at the base of the ventral appendages, or on the lateral side of the appendages. As for the central nervous system it is known only that there is a bilobular cerebral ganglion, in the area of the pharynx, from which depart pairs of anterior and posterior nerves. The genital system is represented by a spacious cavity that occupies nearly the whole body; the germ cells originate from the walls of the cavity. The whole body is covered with a cuticle. There are no signs of any segmentation on it.

Comparing the redia with the miracidium we discover two principal points in which they differ: a different position of the birth pore and the presence of ventral appendages in rediae. It is quite clear that

there is no homology between the birth pore of the miracidium, which is singular and opens at the top of the posterior end of the body, and

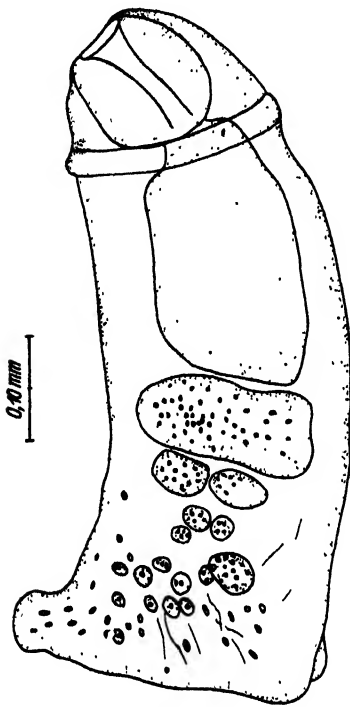


Fig. 11. A young redia of *F. magna*, from a snail on the 28th day after infestation with miracidia.

that of redia, which opens near the oral cone, on the ventral side, and which, considering its asymmetrical position, originally was paired. As for the ventral appendages, before comparing them with anything, we have to define their position on the body more precisely, which can be done only by studying their position in a redia embryo. The latter, when all its parts can be easily recognized, shows the appendages as a pair of lobes ending the body posteriorly; during that period it looks very similar to the embryo of a cercaria with its anlage of a bifurcate tail. The part of body, posterior of appendages, is strongly curved, so that the point, morphologically corresponding to the top end of body, is removed to the dorsal side (Fig. 11). Such appendages were never described in miracidia.

3. Cercaria — Adolescaria — Marita.

The body shape of the worms of this generation is cylindrical, more or less flattened dorso-ventrally. The mouth-opening is terminal or subterminal; the rear part of body, in cercariae, is prolonged into a tail, ending with a furca. The intestinal system is composed: of a mouth-cavity, encircled by the oral sucker, of a prepharynx, oesophagus, and two ceca¹. The excretory system consists of a number of flame cells, arranged symmetrically on both sides of the body, and of two main canals that run along the sides; usually they join together posteriorly in an excretory bladder; the latter, in maritae, opens a little ventrally of the top end, but in cercariae, it continues into a central duct that

¹ In *Gasterostoma*, according to my investigations (1909), the primary intestine is replaced by a secondary one, which has developed from the ventral sucker.

eventually opens outside with two independent orifices at the sides of the tail.

The central nervous system consists of two cerebral ganglia, lying in the area of prepharynx, and connected with each other by a broad commissure over the intestine. Each ganglion gives rise to six longitudinal nerves, of which three are directed forward and three backward.

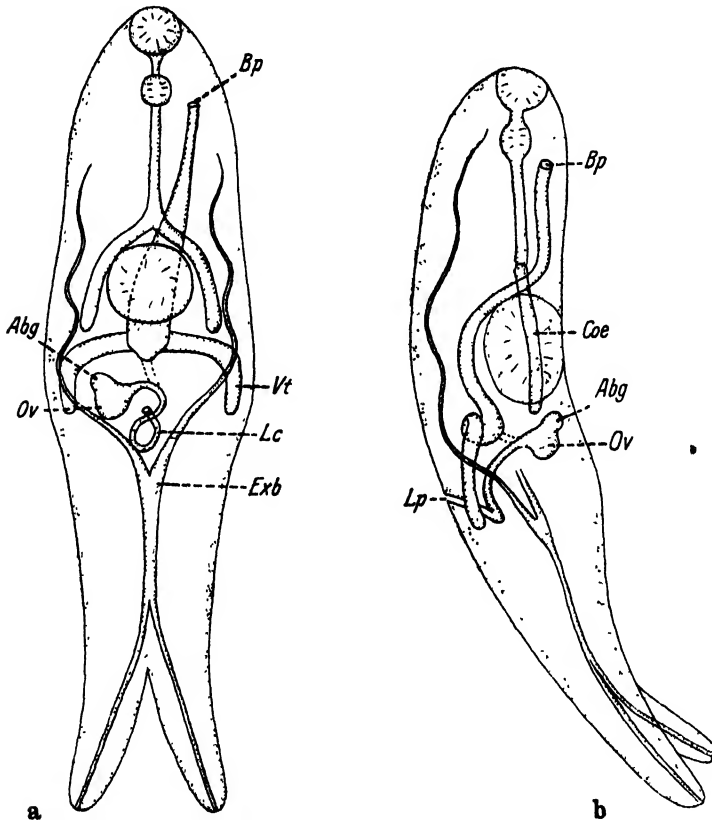


Fig. 12. III Diagram of the marita (the secondary marita) of *Digenea*. *Abg* albumin gland, *Bp* birth pore, *Coe* ceca, *Exb* excretory bladder, *Lc* LAUERERS canal, *Lp* its opening, *Ov* ovary, *Vt* vitellaria. *a* from the ventral side, *b* from the right side.

They are not in one plane: one pair runs on the dorsal side, one pair on the ventral side and one pair on the lateral sides. Besides the cerebral ganglion there is a number of transversal commissures that connect the lateral nerves. These commissures form complete rings, and their number is constant for a species. In the most and simplest cases there are five such rings, as for instance in *Distoma endobolum*, *cylindraceum*, *confusum*, *clavigerum*, according to LOOSS (1894), and

if more than five, then usually in the numbres multiple of five, as for instance, ten in *D. isoporum* and forty in *D. terreticolle*, according to the same writer.

The female organs are composed of two main parts: A) the ovarian part, which consists of an ovary, usually located at the right side of body, and an oviduct, that opens outside, dorsally and medianly, through so called LAUERER's canal, and B) the vitello-uterine part, which opens outside on the ventral surface, and usually at the left side of the anterior portion of body. Besides that, should be mentioned an albumin gland, an accessory organ to the ovary, and the ootype complex, an accessory to the vitello-uterine part. Both these parts, or systems, communicate with each other by aid of a canal between the oviduct and vitelloduct. The male genitalia are composed of two testes and two vasa deferences that open near the orifice of the vitello-uterine part.

The body is covered with a cuticle on which may be observed papillae, or setti, functioning as organs of senses.

Discussion of the diagrams.

The first question that may arise, and which therefore must be discussed at the beginning, is about the furcate tail, added to the diagram of marita. Is there any reason to ascribe such an organ to the morphological type of marita which, as a rule, are tailless, and why have we to take it for furcate? The fact that the embryos of all known cercariae possess an anlage of tail, independently of whether it develops into any kind of appendage, or not, proves that it is proper to the type; and if it is usually absent in maritae, that can be explained as a consequence of its adjustment to the larval life, which this organ does not survive. We have a similar case in the epithelial coat of the miracidia. It is an organ that belongs to the morphological type of *Digenea*, but has assumed the role of a larval organ and developed cilia. These, after a miracidium has entered its host, are cast off together with their cells, and that explains why this organ completely disappeared in parthenitae. Now about the shape of tail. There are two principal forms of tail to which all known tails of cercariae can be reduced: a simple, as in *F. hepatica*, and a furcate tail, as in *Schistosoma*. Again, these two forms can be reduced to one original, which in my opinion is a furcate tail. In fact there are known many cases in which a simple tail has two pores of the excretory canal at its sides, as indicators of a furca that in past times of evolution existed. It is particularly convincing in the case of cercaria of *F. magna*, the embryos of which, according to

my observation, are furnished with a bilobate anlage of tail, and that makes them very similiar to those of *Schistosoma*.

We can regard the third diagram as a combination of the first two, particularly in respect to genitalia. In that case the ovary of the marita, with its LAUERER's canal opening medianly, has to correspond to the ovary of the miracidium, with its duct opening at the posterior end of the body, and the vitello-uterine portion of the marita genitalia has to correspond to the whole generic cavity of the redia, both opening on the ventral side, near the oral cone, by one asymmetrical orifice. Now the question arises: is it possible to see in these parallels anything of more importance than simple coincidence? In other words, is it possible to homologise the marita ovary with the miracidium ovary, and the germinal cavity of the redia with the vitello-uterin part of the marita genitalia? There is no objection, from principles of comparative anatomy, at least, to admit such a possibility. In fact, the embryology of the marita ovary has proved this organ to be independent, in its origin, from the rest of its genital system. Thus we have a right to speculate about its homologies independently of the kind of homology that would be established for the other parts of the genitalia.

In order to make a complete homology between the ovarial systems of maritae and miracidia, we have to admit that the ovary of marita is homologous to the ovarial cavity of miracidium; that the LAUERER's canal is homologous to the oviduct of miracidium, and that the end opening of LAUERER's canal is homologous to the genital pore of miracidium. There can be no objection to the first two statements; but there might be to the third, which includes an idea that the top end of the miracidium body corresponds, morphologically, to the area where LAUERER's canal opens: that idea should be accepted first, and it will be accepted after we take into consideration changes that embryos of both rediae and cercariae undergo during the development of their body shape. It was noted by many writers on the life histories of *Digenea* that the young rediae show a strong torsion of their body on the dorsal side, so that the ventral appendages appear to be at the end of the body. The same kind of torsion was observed in the embryos of the cercariae, too, and to such a degree that the primordium of the tail seemed to be attached to the dorsal side, while its actual position, identifiable by the excretory vessels, was ventral. Such a torsion means that the embryos of both rediae and cercariae suffer a shortening of the dorsal side, which brings about the removal of the tip of the posterior end of the body on its dorsal side. From that it follows that the end of

a miracidium body, where the oviduct opens, corresponds, morphologically, to some point situated on the median line of the dorsal side of the body, be it a marita, or cercaria, or redia. The traces of that torsion may be seen also in the curves that LAUERER's canal makes before reaching its opening outside. It is a well known fact that LAUERER's canal usually does not go straight to its opening, but so far as I know there has been no explanation advanced for that phenomenon; the torsion theory explains it satisfactorily. In this case, as in the case of *Gastropoda*, where the course of the nerve commissures shows the direction of the body torsion, the curves of LAUERER's canal distinctly mark out the movement of the posterior end of the body on its dorsal side. It is of importance to point out here that in the marita genitalia there is one more part that shows a similar curving, and that may be explained by the torsion theory. It is the canal by which the vitellaria of both sides come into connection with the oviduct. Every student of *Trematodes* knows that the common vitellogonaduct never goes straight to the oviduct, but takes a detour directed backward.

The torsion theory in *Gastropoda* was admitted on the presumption that the torsion was caused by the pressure of the visceral sack, enormously enlarged; but in *Trematodes* it may be explained as a result of an enormously developed genital cavity, which has produced an enlargement of the space between the base of the tail and the top end of the body: the Fig. 11 of a young redia shows exactly how that process could happen.

The homology between the ovary part of the marita genitalia and the ovarial cavity of the miracidium becomes still more probable if we remember that some miracidia, as those of *Cercaria indica* XV SEWELL, possess a paired ovary, and at the same time an asymmetrical position of the marita ovary positively indicates its origin from a paired organ.

A homology between the vitello-uterine portion of marita genitalia and the generic cavity of rediae is quite clear: both represent one, more or less complicated or fused, system of cavities which opens outside on the ventral surface, near—frequently in maritae and always in rediae—to the anterior end of body, mostly to the left of the median line. Yet it may be added that in both cases the organs do not produce true eggs. Testes have not a homologue in redia genitalia, but they certainly belong to this system, and not to that of the miracidium, as they develop, according to Looss (1894), from the same primordium.

If we combine all the main characteristics of the miracidium, redia and marita, as they are featured in their diagrams, and take into

consideration what was said of their homologies, then we come to the diagram IV, which has to represent a general type of *Digenea* including both their generations. Of course this diagram can not be construed as a picture of the ancestor of the *Digenea*, but we can derive from it an approximate knowledge of what it might have been.

In the diagram IV there is one point demanding explanation: it is the position of the genitalia and their openings. As is known, both the openings, male and female, usually lie on the same transversal line, close to each other, but when they occur on the lateral margin of the body, the male opening always precedes the female. That makes me believe that the original position of the male opening was in front of that of the female. Besides, there is one more fact that leads to the same conclusion. As is well known, both the cirrus and the metraterm go straight to their respective openings only in cases where the latter are situated rather near to the anterior end of the body, that is, to their original position; but in the cases where the pores are more or less moved backward, the canals reach their destination after making a curve directed forward, pointing out that such a shifting of the openings actually occurred in the evolution; and in such cases the cirrus, or the cirrus-sack, displays a curve larger and sharper than that of the metraterm, thus testifying that the male opening, during the evolution of the species concerned, had made

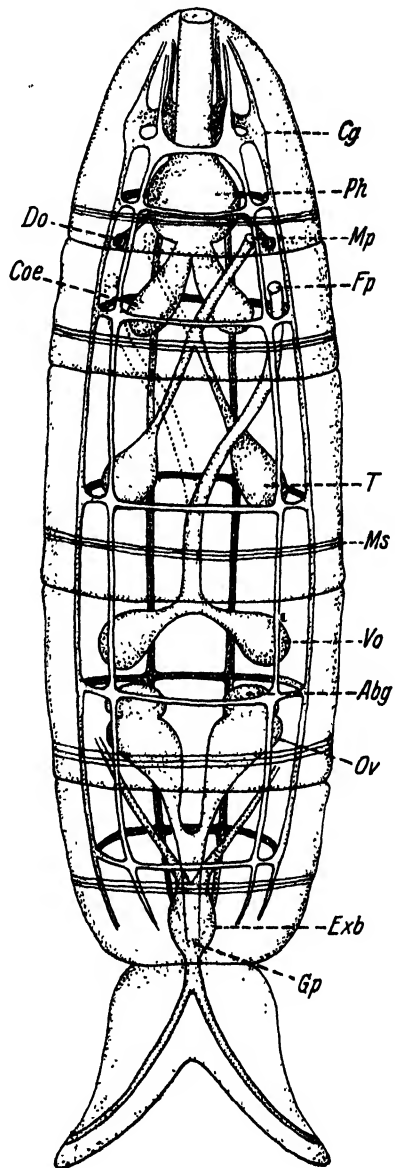


Fig. 13. IV Diagram of *Digenea*. Marita and parthenita are combined. Abg albumin gland, Cg cerebral ganglia, Coe ceca, Do dorsal organ, Exb excretion bladder, Fp female pore, Gp genital pore, or LAUERERS canal, Mp male pore, Ms ring muscle, Ov ovary, Ph pharynx, T testis, Vo ovary and vitellaria.

a longer trip to its present position than that of the female. In accordance with that the testes in the diagram are placed in front of the primary ovaries. Besides that, the male opening, in the diagram, is located a little nearer to the median line than the female opening: this was done because, usually, when the openings occur off the median line, the male opening is nearer to that line.

Origin of genitalia in *Digenea*.

The comparative anatomy and embryology of genitalia in *Digenea*, as they have just been interpreted, lead us to the conclusion that there are, in *Digenea*, two genital systems, morphologically different, and that the genitalia of the recent maritae are composed of parts borrowed from both of them: the ovary and LAUERER's canal, from the parthenogenetic generation, and the vitellaria with uterus, from the bisexual generation of the ancestral *Digenea*. Is it possible to accept such a conclusion without contradicting the principles of general physiology, and if it is possible, how could such an exchange in genitalia come to existence in the evolution of *Digenea*? To answer these questions we must have, beforehand, a definite idea of the evolution of *Digenea*, and it seems to me that my hypothesis (1909—1911) advancing the idea that the parthenogenetic generation was the first that had come to parasitism in Gastropoda, appears to be the best for that purpose. Therefore we can use it as the basis for our speculations.

Let us begin from the point where the ancestor of *Digenea* was already digenetic—that is, its life-cycle was composed of two generations: first, a parthenogenetic generation that consisted of primary parthenitae, and second, a bisexual generation that consisted of primary maritae. The pr. parthenitae were already tied to *Gastropoda*, as they lived in their mantle cavity, — at first as symbions and later on as parasites; the pr. maritae were free living. The latter developed in the parthenitae and used to leave the cavity where they were born. This order is preserved by the most of the recent *Digenea*, whose miracidia are living in the walls of the mantle cavity of *Gastropoda*, while their progeny of redia-shaped worms abandon that place and travel elsewhere.

The main difference between these generations was that the pr. parthenitae possessed an ovary that produced true parthenogenetic eggs, while the pr. maritae had an ovary that could produce only eggs requiring fertilization. In connection with that there were morphological differences between them: first, the parthenita ovary was a paired organ

connected with a paired albumin gland, and it opened by one orifice that was situated at the posterior end of body, dorsally of the tail; second, a pair of ovaries and a pair of testes, in the females and males of the marita generation, were not furnished with albumin glands, and they opened by paired orifices which were situated at the ventral side, near the anterior end of body. Perhaps, as in the recent *Rotatoria*, there were several generations of parthenitae before the maritae had appeared, and in connection with that, the productiveness of the parthenita ovary was considerably higher than that of the marita, and the latter generation lived only as long, as it was necessary to produce a fertilized egg, which, using the same analogy, we may call a "winter egg".

The next step in the evolution of *Digenea* was made when parasitism had once more entered the life-cycle of their ancestors, engaging this time the marita generation. The latter turned into parasites, too, but they chose another place to live; it was the liver of *Gastropoda*. The favorable conditions of that parasitism,—which the host itself met hospitably with a considerable enlargement of that organ (SINIT SIN, 1930),—effected the primary marita in several directions: morphologically, they underwent a degeneration that has resulted in the rediae and sporocysts of the recent *Digenea*; physiologically, as their individual life became prolonged, they turned to a kind of an asexual multiplication, in which the role of reproductive cells was assumed by the vitelline cells of their genitalia, while the "winter egg" was preserved for their last and free-living generation of males and females. Thus the primary maritae became split into two forms: pseudoparthenitae, which multiplied by germinal cells derived from the vitelline cells of the marita genitalia, and the maritae, which, in respect of their sexuality, did not differ from the primary maritae. The life-cycle of *Digenea* of that period,—which we may call precambrian (SINIT SIN, 1930),—was composed of three generations: the primary parthenitae, parasites of the mantle cavity of *Gastropoda*, the pseudoparthenitae, parasites of the liver of *Gastropoda*, and primary maritae, free-living. From that it follows, that the idea, tacitly admitted by most of the zoologists, that a redia is a homological organism to a miracidium, is quite wrong, because they have genitalia of different origin: the miracidium possesses a true ovary that produces true parthenogenetic eggs, and the redia has only the vitellarial part of the marita genitalia, which does not produce true eggs. As is well known, there is a profound disagreement among zoologists, as to the nature of the so called "eggs" of sporocysts and rediae. Some believe them to be true egg cells and have described the

phenomena of maturation conducted with formation of the polar bodies (REUSS 1903, HASWELL 1903, TENNET 1906, CARY 1909); others (COE 1896, ROSSBACH 1906, DOLLFUS 1919, MATTHIAS 1925, BROOKS 1928 to 1929) could not see any morphological reason for considering them anything else but propagatory cells. Recently DOLLFUS (1919), in order to reconcile the discordance, offered a hypothesis of the "continuité de la lignée des cellules germinales chez les *Trematodes Digenea*", according to which "les formes larvaires ne sont que superposées à cette lignée germinale qui le forme en s'étendant sans discontinuité de l'œuf fécondé à l'adulte sexue," and that "cette lignée de cellule germinale ensuite le cercaires, par une sorte de polyembryonie interne (pp. 126 to 127)". A similar view on the subject was expressed by Brooks, who in his paper of 1929 has written the following sentence: "the behaviour of certain germ masses in the precercarial stages points to the polyembryony as a factor in the life cycle." The idea advanced by these writers is undoubtedly very clever, and I shall not fail to use it at the proper opportunity, but in this case, it is not applicable. In fact all writers were right in their statements about the nature of the propagatory cells of the parthenogenetical generation of *Trematodes*; the writers listed first, studied the sporocysts which developed immediately from the miracidia, and which possessed an ovary producing true eggs; the writers headed by COE and ROSSBACH were dealing with sporocysts and rediae of the second generation of parthenitae which could not produce the true eggs.

The third phase of the evolution of *Digenea* came, when the parasitism once more entered into their life-cycle, and the marita generation began to parasite in vertebrates. That could happen in this way. The precambrian *Digenea*, as it was admitted, possessed two generations that lived in snail; the second generation, pseudoparthenitae, at the end of their life in the snail, produced males and females, that left their host, copulated, and thus gave rise to a new generation of parthenitae developing from a fertilized egg. Of course the individual life of both males and females was rather short, as their aim was to produce a certain number of fertilized eggs, after which their lives became of no use to the species. Therefore we have to suppose that the new parasitism could occur at that period of their individual life which preceded the laying of eggs. Now, the question arises, which of the representatives of the marita generation had a better, if any, chance to turn into a parasite? There were three possibilities at hand: either it was the female, the male, or both. If we admit that it was the female, then we are obliged

to conclude that the male followed, because otherwise the eggs, unfertilized, would have perished; but it would be very difficult to understand, how such a coincidence could happen, that males, living independently of females, were present in the same vertebrate host in which females were present. It seems more impossible if we take into consideration the circumstance that their transportation to the vertebrate host ought to be thought of as a passive one, as is the rule for the recent *Digenea*. Thus the chance of females to become parasites of vertebrates is very weak. It may be added that the females were handicapped with the natural shortness of their lives after depositing eggs, which could not be sufficient for their adjustment to the exceptional condition of a vertebrate intestine; while the males, with their testes functioning for a much longer time, had more favorable conditions. After all, the females, with their ovary capable of producing only a very limited number of eggs, could not expect to find a better and safer future for their species in turning to parasitism.

Thus we come to the conclusion that there was no chance at all for the females of the precambrian *Digenea* to become parasites of vertebrates. Now, what can we tell in favor of the males? First, males were capable of living beyond their maturity and functioning afterwards, as females; secondly, they possessed, in their germinal lineage, the anlage of the parthenogenetic ovary, which could produce eggs capable of being fertilized.

There is nothing arbitrary or artificial in the idea that the recent maritae of *Digenea* are the males of the precambrian maritae. That the anlages of an ovary exist in all representatives of a stock that has developed from a fertilized egg, independently of sex, is a fact well established, particularly in *Arthropoda*, and is given a special term, "the germinal lineage," so that the statement that the males of precambrian *Digenea* possessed the lineage of an ovary is not only acceptable but obligatory. As for the idea that males could develop an ovary, after or while functioning as males, again, it is a phenomenon frequently observed in some animals, and R. GOLDSCHMIDT (1923), in his attempt to find the origin of hermaphroditism in some animals, does not hesitate to use that phenomenon as a well established premise: "The consecutive hermaphrodites", says he, "are genetically males whose existence is as it were extended beyond their life's duration as an effect of parasitism or commensalism, so that they actually live to see their female phase (p.186)". It is worthy of mention that GOLDSCHMIDT has put the hermaphroditism of *Trematodes* in the class of "special monoecism",

of which he says: "(its) genetic basis is still unknown. The future may see it classed under the groups six or seven (p. 191)". Now we can see that he was quite right about the future, as the hermaphroditism of *Digenea*, according to my conclusions, falls in the class seven, of "consecutive monoecism".

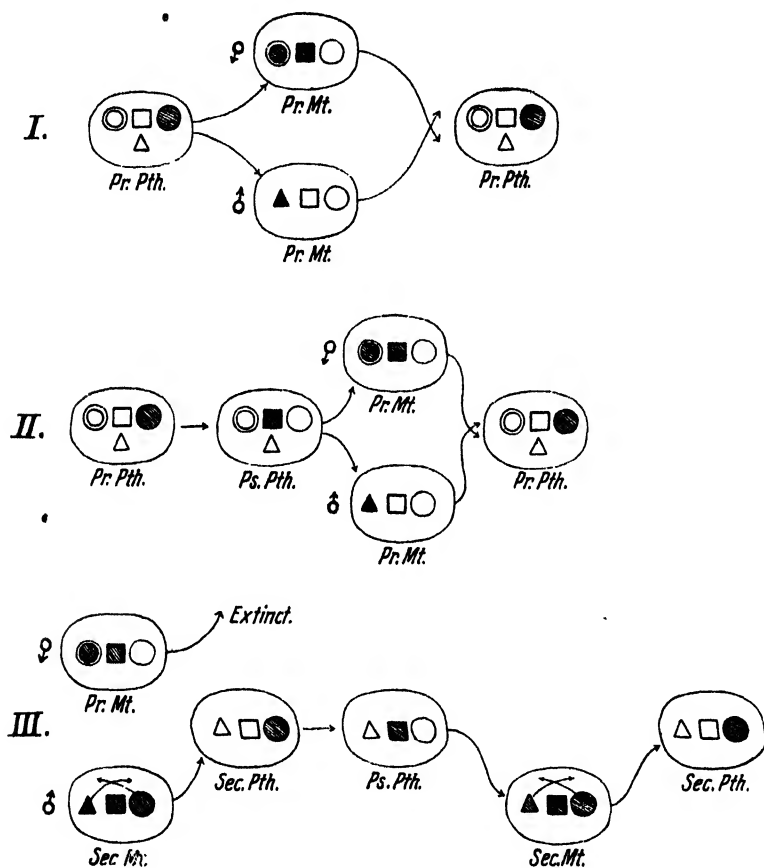


Fig. 14. V Diagram of the evolution of genitalia in *Digenea*. The double line circle designates an ovary with eggs requiring fertilization, the one line circle designates an ovary with parthenogenetic eggs; the square designates vitellaria with vitelline cells; the triangle designates testes with spermatozoa. The functioning organs are striated, non-functioning are left blank. *Pr.Mt.* the primary marita, either ♂, or ♀; *Pr.Pth.* the primary parthenita; *Ps.Pth.* the pseudoparthenita that multiplies by the vitelline cells; *Sec.Mt.* the secondary marita, that has developed from the male of the primary marita, and is deprived of the ovary of the primary marita; *Sec.Pth.* the secondary parthenita which differs from the primary one by the absence of the lineage of an ovary with resting eggs requiring fertilization. I the Archaeon phase, II the Precambrian phase, III the Cambrian, and recent, phase.

From all that, it follows, that, in the precambrian *Digenea*, the males were progressing toward parasitism, while the females were on the way to extinction. The end of that evolutionary process we witness

to-day, when the marita generation is represented only by hermaphroditic males, while females, together with their ovaries, have disappeared completely. The Diagram V (Fig. 14) is intended to illustrate the evolution of the *Digenea* genitalia in the terms of the hypothesis advanced. At the same time we are present at the dawn of the next,—fourth, phase of the evolution of *Digenea*, when a new form, adolescaria, is advancing to the front. The origin of that form can be easily understood from its real rôle in the life-history of the recent *Digenea*. The adolescaria is an underdeveloped marita which lives in, or upon anything that can transport it to its final host,—vertebrate. According to that, the adolescariae, as a rule, are not too particular in the choice of their host and, in most cases, their life processes do not depend on those of the host, from which they are usually protected by thickwalled cysts. Of course, the adolescaria with its host is the latest form that has come and developed in the evolution of *Digenea*, after the parasitism of secondary maritae in vertebrates was achieved and fixed. Yet, in many instances we can see that adolescariae are no more only passively waiting for their respective vertebrate host, but they begin to use that time for adjusting their anatomy to the future conditions. In some cases the changes in their structure go so far that it becomes possible to speak of a real metamorphosis (SZIDAD, 1929). For all those processes food is necessary, which the adolescaria can find only in its temporary host, and thus it ceases to be independent of its host and begins, prematurely, to live a parasitary life in it. In some cases, for instance in *Harmostominae*, the adolescariae turn into true parasites of their snail host, and grow up considerably, differing from complete maritae only in the respect of their underdeveloped ovary; but there are known cases, when adolescariae are capable of producing eggs, although unfertilized (SINIT SIN 1905, DOLLFUS 1924), or even eggs that give rise to miracidia, as it was described by DOLLFUS (1929) for *Ratzia parva*. The latter case is particularly instructive, as it distinctly shows the direction, in which *Digenea* are able to turn their evolution, if their recent vertebrate hosts should disappear: in that case their life-cycle will possess, citing the words of DOLLFUS, “un cycle abrégé dans lequel la métacercarie jouerait le rôle d'adulte et le deuxième hôte intermédiaire le rôle d'hôte définitive (l. c., 1929, p. 203)”.

In the evolution of animal life *Digenea* had appeared long before vertebrates, and they have a chance to survive them as well.

Relationship of Digenea to other groups of animals.

Turbellaria, of course, are to be discussed first, because the idea of the origin of *Digenea* from *Turbellaria* is the oldest one and, at least officially, is considered a commonly accepted one. We must admit that there is a striking likeness between a distome and a *Turbellaria*: in the shape of a flattened body, in the parenchym that fills spaces among the internal organs, and in the disposition of the parts of a complicated genital system; but the likeness does not go beyond that, and if we shall try to find anything in *Turbellaria*, that could explain to us the morphology of the parthenogenetic generation, we come to a blank spot. But the main obstacle in establishing a relationship between *Turbellaria* and *Trematodes* is an ability of *Turbellaria* to asexual multiplication, which we could expect to find in parasitic *Trematodes* thoroughly used up, but instead we see a parthenogenesis, entirely alien to *Turbellaria*. As that testifies to an entirely different nature of their cells, it is clear that a likeness however striking it could be, has no value for the morphology built up on the principles of the evolution theory. The idea of relationship between *Turbellaria* and *Trematodes*, because of its falsity, proved to be hopelessly fruitless; because at the time of its being, it could produce nothing more than a tremendous classification of *Trematodes*, which even its creators consider artificial. If there was an advance in our knowledge of both *Turbellaria* and *Trematodes*, it was not owing to that primitive theory, but in spite of it. Take for instance the results of the recent investigations on the ductus genito-intestinalis by REISIGER (1929): he has come to the conclusion, that the duct represents a primary connection between genitalia and intestine . . . What is the connection between this discovery and the theory of relationship between *Turbellaria* and *Trematodes*? To what do we owe our knowledge of life history of *Digenea* if not to the ignoring of that theory? It seems that in science, more than anywhere else, we must follow a pragmatic understanding of truth and, therefore, to reject even the cleverest theories, once they have proved to be useless.

By the same reason we must reject the idea of the relationship between *Digenea* and *Cestodes*. One of the adherents to that idea, quite recently, has declared, that as the LAUERER's canal of *Collilicrum faba* suffers a degeneration, and the same phenomenon occurs with the vagina of some *Cestodes* (*Anoplocephalidae*), then "vielleicht kann diese Erscheinung als ein Beweis für die Homologie der beiden Gänge aufgefaßt

werden". Only despair could list the bare fact of degeneration among the testimonies in favor of a homology.

Of all other animal groups *Rotatoria* seem to be in the closest relation to the digenetic *Trematodes*. First of all, both belong to the animals which are unable to multiply asexually, which in this instance means that they possess a constant number of cells that build bodies of their species. Cell constancy is a phenomenon that not long ago has entered the field of zoological researches, and, so far as I know, E. MARTINI was the first who made an attempt to revise the animal kingdom on the basis of that phenomenon (1912). There are but very few animal groups that were studied in that respect. Fortunately *Rotatoria* and *Digenea* happened to be in that minority: the former, owing to the researches of MARTINI (1912) and NACHTWEY (1925), and the latter, owing to "Die Distomen unserer Fische und Frösche" by LOOSS, the paper that has not yet been surpassed in its exactness in the anatomical details.

The cell constancy in *Rotatoria* is a well established fact. As I am not experienced in that group of animals, it seems advisable, for the sake of readers, to outline that character in the words of men whose authority in that field is out of the question. BEAUCHAMP, in his "Coup d'œil sur les recherches récentes relatives aux Rotifères", 1928, says: "en effet les noyaux du Rotifère adulte ne se divisent plus, caractère sur lequel j'avais déjà beaucoup insisté en 1909 dans le cours de mon travail et ses conclusions comme commandant toute l'histologie de ces animaux" (pp. 54—55). WESENBERG-LUND (1929) proclaims that researches of several zoologists have proved, "daß man bei den Rädertieren eine ausgesprochene Zellkonstante finden kann. Das Wesentliche daran ist nicht, daß die Organe immer die gleiche Anzahl von Kernen haben, sondern daß die Kerne stets in der gleichen Anordnung liegen" (p. 48). How firm the basis is, on which the cell constancy reposes, the reader can understand from the following words of BEAUCHAMP in which he refers to the researches of MARTINI and NACHTWEY: "Avec l'admirable patience allemand qui illustre déjà les travaux de ZELINKA (the name ZELINKA is slavonic. Auct.), ces auteurs ont décrit sur coupes les animaux en question cellule par cellule et constaté que chacun en renfermait un nombre pas très élevé, qui se retrouvent rigoureusement à la même place dans tout individu" (p. 54). In connection with the cell constancy, and because of that, *Rotatoria* are unable to regenerate parts of their body, which were cut off with cell nuclei: JURCZIK (1927), who studied regeneration in *Stephanoceros*, a rotifer furnished with long arms, says: "Die Regeneration der Arme

bei *Stephanocercos* trotz hemmender Zellkonstanz ist dem Umstand zu verdanken, daß sie keine Kerne enthalten und somit die Zell- bzw. Kernzahl vor und nach der Amputation die gleiche ist" (p. 183).

The question of cell constancy in *Digenea* was never treated as a special object for an investigation, therefore we can not expect to find here a material comparable to that in *Rotatoria*, nevertheless there are some facts, partly 'derived from the Looss' work just referred to, partly from my own studies of miracidia, which testify that *Digenea*, in this respect, are similar to *Rotatoria*. A. Looss (1894) has found that the nervous system, with its ganglion cells, is already formed in the embryos of cercariae, and "eine Vermehrung oder Neubildung nervöser Elemente findet nach der Übertragung des Wurmes und nach dem Beginne der hier geschilderten Umformungsprozesse augenscheinlich nicht mehr oder nur in sehr geringem Maße noch statt" (p. 247). The words were underlined by Looss. Approximately the same conditions were found by Looss in genitalia, — save ovary and testes, of course, — during their development: "bei dieser Entwicklung eine Vermehrung der histologischen Elemente augenscheinlich nur in ganz untergeordnetem Maße erfolgt" (p. 258). And my studies on miracidia of *F. magna* and *Paramphistomum cervi* state that the number and arrangement of the epithelial cells of both species are identical and unchangeable.

Whether *Digenea* are able to regenerate parts that were lost, or not, is the question that still is waiting for an experimentator. Certainly we have to expect that they do not possess such ability, because if they did they would use it for the purpose of multiplication, which is of such importance to parasites.

Beside the cell-constancy there is one more general character common to both *Rotatoria* and *Digenea*. It is a hexactinian type of symmetry which can be disclosed in the arrangement of epidermal cells, muscles and nerves. This peculiarity will be discussed in connection with the organs named, and now we shall make a detailed comparison between *Rotatoria* and *Digenea*, with a possible homology in view.

The nervous system. *Rotatoria* possess three nervous centers: a cerebral, caudal, and that of mastax. As there is but a very slight possibility to find in *Digenea*, homologa of the last two centers, we shall discuss only cerebral ganglion and its nerves. The latter, in *Rotatoria*, represents mostly a quadrangular mass, bilaterally symmetrical, lying dorsally of the alimentary canal, near to the anterior border of body. From this central mass start three pairs of nerves: the dorsal

pair, the ventral, and the lateral. Now in *Digenea*: Looss (1894), after having studied a rather large number of distomes, finds it possible to give the following characteristics of the central nervous system of *Digenea*: "Überall liegen zu den Seiten des Pharynx oder, wo derselbe fehlt, kurz hinter dem Mundsaugnapfe die beiden Haupt- oder Gehirnganglien, die durch eine ansehnliche, über den Oesophagus hinwegziehende Commissur verbunden sind. Aus jedem derselben nehmen drei Paare von Längsnerven ihren Ursprung; davon verläuft das eine dorsal, das andere ventral und das dritte meistens in die Flanken des Körpers, doch kann es, wie erwähnt (*Dist. variegatum*, *cylindraceum*), mehr oder minder vollständig auf die Bauchseite rücken." . . . "Jedes Längsnervenpaar besteht aus einem nach vorn und einem nach hinten ziehenden Strange" (p. 146). So far as I can see, there is no obstacle to accept the homology of these systems.

Beside the longitudinal nerves *Digenea* possess a system of transversal nerves. As it follows, from the material available, mostly on the ground researches by Looss (1894), there are, in the body of most *Digenea*, five transversal nervous rings, or in a number multiplied by five. Sometimes forms occur that have seven rings; but as in those cases the superfluous pair of rings is situated immediately in front and behind the ventral sucker, — an organ of a later origin, — it is possible that this pair of rings, being of a later origin, too, does not possess independent ganglion cells. The highest number of rings, forty, I have found in *Distomum terreticole*, as was shown by Looss in his Fig. 64, Taf. 4 (l. c.).

To the nervous system, Looss adds so called "free ganglion cells", which are spread through the whole body, chiefly in the vicinity of the organs furnished with well developed musculature. The cells appear partly unipolar, partly bipolar and multipolar, and according to Looss, they can be easily recognized, as they are similar to the ganglion cells. Although Looss was strongly convinced of their nervous nature, nevertheless he considers it necessary to point out that it never occurred to him to reveal a connection among them, or between them and the central nervous system. It follows that their relation to the nervous system is rather problematic. In *Rotatoria*, similar cells were observed by many students of that group. NACHTWEY (1925), who had studied them thoroughly, considers them to be elements of a multinuclear syncytium, which penetrates the whole body and which, perhaps, is functioning as a peculiar organ of excretion. In their appearance, as they were drawn both by Looss and NACHTWEY, they are strikingly similar, but of course, it is not enough for a definite conclusion about their homology.

Of the sense-organs of *Rotatoria*, the so called dorsal tactil rods, or clubs, must attract our attention as organs that can find their homologues in *Digenea*. They are situated in the anterior part of the body, posteriorly to the cerebral ganglion, with which they are connected by a pair of nerves, *nervus sensalis dorsalis auct.* They are at a distance from each other, but more frequently are fused together in one unpaired dorsal tactil rod.'

As it was already pointed out, in the miracidia of *Digenea*, there are dorsal organs, too, which in their construction, in their position, and in their relation to the cerebral ganglion are similar to the dorsal tactil clubs of *Rotatoria*. There is only one point that may be construed as not in favor of this homology: the dorsal clubs of a miracidium are situated above or in front of the cerebral ganglion, while the dorsal clubs of a rotatore are situated behind the cerebral ganglion. But this is of no importance for the homology, as the dorsal organs of miracidium take their nerves from the posterior part of cerebral ganglion and, therefore, morphologically, they must be treated as post-cerebral organs. We must come to the same conclusion, after studying their relation to the arrangement of epidermal cells in both miracidia and *Rotatoria*, the subject to be discussed next.

The body walls of *Rotatoria* are composed: of a cuticle, of a subcuticular layer, and of a system of circular and longitudinal muscles. As we could expect, the latter system is scarcely developed; nevertheless, in all cases where it was observed and studied (MARTINI 1912, HIRSCHFELDER 1910, NACHTWEY 1925), the circular system proved to consist of five more or less complete rings, and the longitudinal system was represented by six longitudinal bands. That is, the muscular system, like the nervous system, definitely demonstrates the hexactinian type of *Rotatoria* and the presence of five segments of their body. It is worthy of mention, at this opportunity, that the transversal muscles of *Rotatoria*, according to NACHTWEY's findings, are non-nuclear fibrills whose nuclei are to be located in the matrix. It follows, that we can expect to find traces of the five segments in the arrangement of nuclei in the matrix.

Both the number and arrangement of the cell nuclei of the subcuticular synticium of *Rotatoria* were found by MARTINI and NACHTWEY to be constant in the limits of a species. For instance, in *Asplanchna priodonta*, according to NACHTWEY, there are eighty-eight nuclei in hypodermis, which are arranged symmetrically, forty-four nuclei on each side. In *Digenea*, there is the only form that preserved a cellular

epidermis, the miracidium, and, as has already been mentioned (see Fig. 8), the cells are arranged in this way:

I ring	— 6 cells
II ring	— 6 cells
III ring	— 3 cells
IV ring	— 4 cells
V ring	— 2 cells
<hr/>	
21 cells in total.	

In order to make a comparison between these cells and the synticium of *Rotatoria* possible, we must multiply their number, in this case, by four. In other words, we admit that each cell of the miracidium epidermis, if the latter were not cast off prematurely, could divide itself two times, the second division being in a direction perpendicular to the first, and in that case the cells would have arranged in this way:

I ring	— 12 cells
II ring	— 12 cells
III ring	— 12 cells
IV ring	— 12 cells
V ring	— 6 cells
VI ring	— 6 cells
VII ring	— 8 cells
VIII ring	— 8 cells
IX ring	— 4 cells
X ring	— 4 cells
<hr/>	
84 cells in total.	

If we accept, that cell-constancy of *Rotatoria* is the consequence of a definite and limited number of divisions, that each embryonal cell is able to undergo, we must expect that the number of cells, or nuclei, that build up an organ, is divisible by two; and if we want to know the original number of the embryonal cells, we must divide the actual number of cells by two several times, in succession, until we have reached a reasonable number, and that will be the number we are looking for. As both MARTINI and NACHTWEY did not determine, how many embryonal cells enter the epidermis of a rotatore embryo, let us try to find it out by the method just proposed. First of all, we have to fix a reasonable minimum of cells that could form the epithelium of a rotatore embryo. Five rings of cells, according to five segments of a rotatore body, with two cells in each ring, except the first ring which must consist, in accordance with the hexactinian symmetry, of six cells: this is the number we seek. $6 + 2 + 2 + 2 + 2 = 14$. Now, NACHTWEY has recorded eighty-eight nuclei in the matrix of *Asplanchna priodonta*. We

can divide that number only two times by two, $88 : 2 = 44 : 2 = 22$; thus twenty-two is to be considered as the number of cells of which the embryonal epidermis of this *Rotatoria* was composed, — that is, one cell more than in the miracidium of *F. magna*. It is possible that the formula of that rotifer, in respect of its epidermis, is: $6 + 6 + 4 + 4 + 2 = 22$. MARTINI has found, in *Hydatina senta*, eighty-six nuclei in the matrix; seven pairs in the cingulum and thirty-six pairs in the trunk. If we extract the odd pair of nuclei from the cingulum, then we will have the number of cells reduced to eighty-six, which after dividing it by two times two, gives twenty-one, which is equal to the number of the epithelial cells of miracidium. Perhaps one of six nuclei, originally forming the matrix of cingulum, had divided itself twice; instead of once, and that resulted in seven pairs of nuclei of cingulum, instead of six pairs, according to the hexactinian type of symmetry in *Rotatoria*.

NACHTWEY has found that in *Asplanchna priodonta* the nuclei of matrix are arranged in eight longitudinal series. This does not contradict the admitted hexactinian symmetry of *Rotatoria*, as it can be easily transformed into a tetraxonian symmetry: $12 = 8 + 4$, and in *Asplanchna triodonta* we can see that the first ring is composed of four nuclei, evidently immigrants from the second ring, which consequently consists only of eight nuclei. Such a transformation of a hexactinian type into tetraxonian we can see in some miracidia as well. For instance, the drawing of miracidium of *Bucephalus elegans* WOODHEAD, which was made by the same writer (1930), shows that it possesses three pairs of feathered appendages on its anterior end, of which two pairs are directed transversally, and one pair, the largest, is directed backward, thus resulting in a tetraxonial type of symmetry.

In the light of such a conception of the epidermis of both *Rotatoria* and *Digenea* miracidium, the homology between their dorsal organs of senses becomes still more convincing. As was already stated, in miracidia the dorsal organs are situated behind the first ring of epidermal cells, which means that in *Rotatoria* we must expect to find the dorsal organs preceded with twelve pairs of nuclei in matrix, and really, in *Asplanchna priodonta* the dorsal organs are situated in the area of thirteen-sixteen pair of the matrix nuclei.

A homology between the excretory system of *Digenea* and that of *Rotatoria*; a homology between the intestine of *Digenea*, — particularly as it is represented in rediae, — and that of *Rotatoria*; a homology between the ovarian part of genitalia in *Digenea* and the

ovary of *Rotatoria*; seemingly can not arouse objections. Therefore we can take them for granted. As for the system of genitalia, which in *Digenea* is represented by the vitellino-uterine part of genitalia and testes, and which seems to be absent in *Rotatoria*, we have to look for their homology elsewhere.

From the Diagram of a general type of *Digenea* we can conclude that this system of genitalia consists of two pairs of cavities, of which one pair belongs to female organs, and another to male organs; both have independent pairs of openings, near the anterior end of body. That the worms with such genitalia could exist, it may be proved and demonstrated by a group of worms represented by *Dinophilus*, which possess genitalia of that type and, besides, their body is subdivided into five segments, that by some writers are considered to be metameres. Leaving the discussion of a possible relation of *Digenea* to *Dinophilus* for another opportunity, let us, this time, discuss that idea from a general point of view: is it possible, and if it is, how it could have happened, that the parthenogenetic generation of *Digenea* is in a close relationship with one group of animals, while their bisexual generation shows marks of its close relationship to another group of animals? To answer this question means to advance such a hypothesis of the origin of digenetic trematodes that would imply also the origin of the animals, with which *Digenea* are supposed to be in a relationship. A hypothesis, which I am going to expound immediately, seems to be quite satisfactory in that respect, although it is not in perfect agreement with the most popular hypotheses of the origin of animals concerned.

Crustacea — Rotatoria — Digenea — Dinophilus,
as members of one phylogenetic group.

The ancestor of this group was a cell-constant animal, built up after a hexactinian type, with traces of no more than five metameres of its body (see the Diagram VI, Fig. 15). There were present, in its life-cycle, two generations morphologically different from each other: parthenitae had an ovary that opened at the posterior end of body, and maritae had two pairs of cavities, male and female, which opened by two pairs of orifices at the cephalic region of body. Each of these generations, morphologically, was independent, and followed its own way in the evolution of animals related. In *Trematodes* the morphological types of both generations were preserved, as we can see them in the recent miracidia and maritae; in *Rotatoria* and *Crustacea* only

the morphological type of parthenita was preserved, while the genitalia of marita were reduced, in *Rotatoria*, in a retrocerebral organ, and in

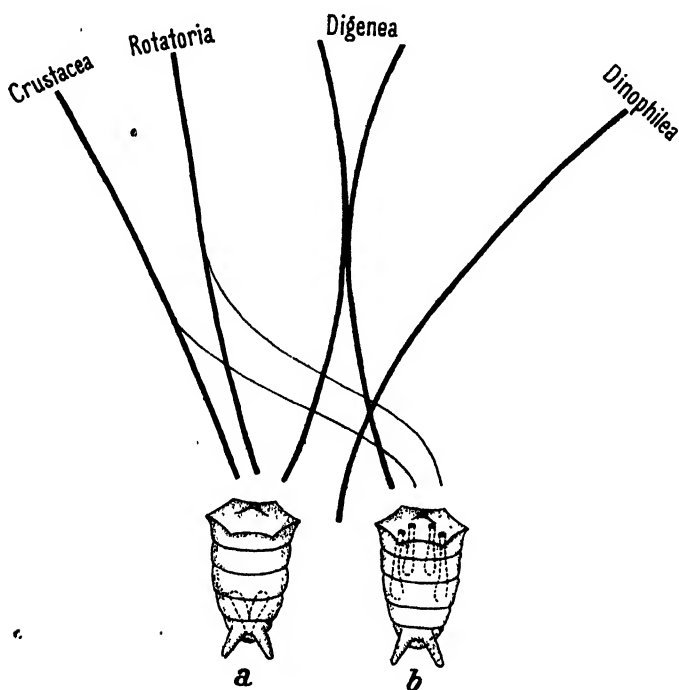


Fig. 15. VI Diagram. Relationship of *Digenea*. *a* parthenita, *b* marita. Genitalia are outlined by the broken lines. Three pairs of the nauplius appendages are to be referred to the six angles of the oral hexagon, respectively.

Crustacea, in antennar and shell-glands; in *Dinophilus*, to the contrary, the morphological type of marita was retained, while that of parthenita has disappeared completely.

Bibliography.

- BEAUCHAMP, P. M. DE, 1909: Recherches sur les Rotifères. Arch. Zool. Exper. Paris. T. 34.
- 1928: Coup d'œil sur les recherches recentes relatives aux Rotifères. Bull. Biolog. de France. T. 62.
- BRAUN, M., 1879—1893: Vermes. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. 4.
- COOPER, A. R., 1915: Trematodes from marine and fresh-water fishes. Trans. of Roy. Soc. Canada. Vol. 9.
- DOLLEUS, R., 1919: Continuité de la lignée des cellules germinales chez les trematodes digenea. Compt. Rendus de l'Acad. Sc. Paris. Vol. 168.
- 1924: Polyxénie et progénèse de la larve metacercarie de *Pleurogènes médians* (OLSSON). Compt. Rendus Acad. Sc. Paris. Vol. 177.

- DOLLFUS, R., 1929: Existe-t-il des cycles évolutifs abrégés chez les trematodes digénétiques? *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. T. 7, No. 3.
- FAUST, E. C. and MELENEY, H. E., 1924: Studies on schistosomiasis japonica. *American Journal of Hygiene*. Monogr. No. 3.
- GOLDSCHMIDT, R., 1923: The mechanism and physiology of sex determination. Authorized translation by W. J. DAKIN, London.
- HIRSCHFELDER, G., 1910: Beiträge zur Histologie der Rällertiere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 96.
- JURCZYK, C., 1927: Beiträge zur Morphologie, Biologie und Regeneration von *Stephanoceros fimbriatus* GOLDFUSS. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 129.
- KÜKENTHAL, W., 1928—1929: Handbuch der Zoologie. Herausgegeben von Dr. THILO KRUMBACH, Berlin und Leipzig.
- LOOSS, A., 1894: Die Distomen unserer Fische und Frösche. Stuttgart.
- MARTINI, E., 1912: Studien über die Konstanz histologischer Elemente. 3. *Hydatina senta*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 102.
- 1923: Die Zellkonstanz und ihre Beziehungen zu anderen zoologischen Vorwürfen. *Zeitschr. f. Anat. u. Entw.* Bd. 70.
- MCCOY, O. R., 1929: The life history of a marine trematode, *Hamacreadium mutabile* LINTON, 1910. *Parasitology*. Vol. 21.
- MATHIAS, P., 1925: Recherches experimentales sur le cycle évolutif de quelques trematodes. *Bull. Biol. de la France et Belgique*. Vol. 59.
- MAUTER, H. W., 1926: Some North American fish trematodes. *Illinois Biol. Monographs*. Vol. 10, No. 2.
- NACHTWEY, R., 1925: Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna priodonta*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 126.
- ODHNER, TH., 1905: Die Trematoden des arktischen Gebietes. *Fauna Arctica*. Bd. 4.
- REISINGER, E., 1929: Zum Ductus genito-intestinalis-Problem. *Z. Morphol. Ökol.* Bd. 16.
- SCHWARZE, W., 1886: Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 43.
- SEVERINGHAUS, A. E., 1928: Sex studies on *Schistosoma japonicum*. *Quart. Journ. of Micr. Sc.* Vol. 71.
- SEWELL, R. B. S., 1922: Cercariae Indicae. *Indian Journal of Medical Research*. Vol. 10, supplementary number.
- SINITZIN, D. (SSINITZIN, D.), 1909: Studien über die Phylogenie der Trematoden. I. Können die digenetischen Trematoden sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen? *Biologisches Zentralblatt*. Bd. 29.
- 1909: Studien usw. II. *Bucephalus* v. BAER und *Cercaria ocellata* DE LA VAL. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 94.
- 1911: Parthenogenetic Generation of trematodes and its progeny in molluscs of the Black Sea. *Rec. Acad. Sc. Petersburg*. Vol. 30 (Russian).
- 1930: Gastropodes, digenetic trematodes and vertebrates, as a biological series in the evolution of organisms. XI. *Internation. zool. Congress*, Padua.
- STAFFORD, J., 1904: Trematodes from Canadian fishes. *Zool. Anzeiger*. Bd. 27.

- SZIDAT, LATHAR, 1929: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Strigea* (Abb.).
Zeitschr. f. Parasitenkunde. Bd. 1.
- VOGEL, HANS, 1929: Studien zur Entwicklung von *Diphylobothrium*. Zeitschr.
f. Parasitenkunde. Bd. 2.
- VALLIN, IVAN, 1909: A new species of trematode Genus *Allocreadium*. Studies
from the Zoological Laboratory of the University Nebraska. No. 96.
- ZELINKA, C., 1886: Studien über Rädertiere. I. Über die Symbiose und Anatomie
von Rotatorien aus dem Genus *Callidina*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.
- 1886: Studien über Rädertiere. II. Der Raumparasitismus und die Anatomie
von *Discopus synaptae* n. g., n. sp. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47.
- 1891: Studien über Rädertiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte der Räder-
tiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. Zeitschr.
f. wiss. Zool. Bd. 53.

Die Lebensgeschichte von *Ectopsocus parvulus* (Kolbe 1882).

Ein Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Copeognathen.

Von

Hermann Weber.

(Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Danzig.)

Mit 18 Abbildungen im Text.

Das Material zu vorliegender Arbeit stammt von einigen im Gewächshaus des Bonner Instituts für Pflanzenkrankheiten gezogenen Dahlien, denen ich auch Material für meine demnächst im Druck erscheinende monographische Studie über *Trialeurodes vaporariorum* entnahm. Während aber die Aleurodiden schon lange vor der Heranzucht der Dahlien das Gewächshaus besiedelt hatten, traten die Copeognathen an ihnen zum ersten Male auf. Ob sie mit den Dahlien, die als kleine Pflänzchen den Freilandbeeten eines Bonner Gärtnereibetriebes entnommen waren, eingeschleppt wurden oder ob sie sich auf einem anderen Wege in das Gewächshaus fanden, entzieht sich meiner Kenntnis.

Die an Hand des 4. Bandes von BROHMERS, EHLMANN und ULMERS »Tierwelt Mitteleuropas« vorgenommene Bestimmung ergab die Artbezeichnung *Ectopsocus Briggsi* (Mc LACHL. 1899). Auf eine Anfrage, die ich der Sicherheit halber an ihn richtete, teilte mir Herr Professor Dr. ENDERLEIN jedoch mit, daß er in einer 1929 erschienenen Arbeit nachgewiesen habe, die genannte Art sei identisch mit *Ectopsocus parvulus* (KOLBE 1882). Es ist für die vorliegende Art also der letztere, ältere Name gültig. Herrn Prof. ENDERLEIN danke ich für sein freundliches Entgegenkommen auch an dieser Stelle bestens.

I. Die Beziehungen der Art zu *Trialeurodes vaporariorum*.

Was das Vorkommen betrifft, so war die Art derart streng an die von der obengenannten Aleurodidenart besiedelten Pflanzen gebunden, daß ich meine anfänglich gehegte Meinung, es handle sich um ein rein

zufälliges Zusammentreffen, bald aufgeben mußte. Die Artzugehörigkeit der Wirtspflanze schien den Tieren ziemlich gleichgültig zu sein, sie bevorzugten als Aufenthaltsort nur solche Blätter verschiedener Pflanzen, die durch die Exkremente der Aleurodiden verschmutzt und mit einem dichten Überzug der dunkelgefärbten Pilzrasen bedeckt waren, die sich auf jenen Exkrementen so gerne ansiedeln und die unter dem Namen Rußtaupilze allgemein bekannt sind. Da die genannte Aleurodidenart sehr polyphag ist und da unsere Untersuchungsobjekte an die Wirtspflanze selbst offenbar keine speziellen Anforderungen stellen, ergibt sich daraus von selbst die recht rasche Ausbreitung der Art innerhalb des Gewächshauses, die nur dadurch etwas eingeschränkt wurde, daß man, außer an den Pflanzen, die speziell meinen Untersuchungen dienten, den Aleurodidenbefall und den Rußtaubewuchs selten soweit kommen ließ, daß der *Ectopsocus* sich bedeutend vermehren konnte.

Die Feststellung, daß die Copeognathenart sich unter den gegebenen Verhältnissen ausschließlich von den Rußtaupilzen ernährte, dabei gut gedieh und sich vermehrte, gab die Erklärung für die auffällige Abhängigkeit ihres Vorkommens von dem der Aleurodiden. Es ist nun eine lange bekannte Tatsache, daß viele Copeognathen sich von Pilzen ausschließlich oder teilweise ernähren, es ist mir aber in der Literatur keine Beobachtung vor Augen gekommen, die der obigen Feststellung entspräche. Wir haben hier also wohl einen neuen Fall der ernährungsphysiologischen Abhängigkeit eines Organismus von den Exkrementen eines Tieres, neu auch insofern, als die Überführung der bekanntlich von vielen Homopteren, unter anderen auch von sämtlichen daraufhin untersuchten Aleurodiden, mit den Exkrementen abgegebenen unverwerteten organischen Stoffe in den Organismus des anderen Tieres nicht direkt, sondern durch Vermittlung eines saprophytisch auf den Exkrementen lebenden Pilzes geschieht. Bekanntlich gibt es eine ganze Anzahl von Insekten, die die unvollkommen ausgenutzten Nahrungssäfte der Homopteren, die von diesen aus dem Enddarm abgegeben werden, als Nahrung schätzen. Besonders tun sich in dieser Hinsicht gewisse Ameisenarten hervor. Soweit mir bekannt ist, sind derartige Fälle, die man unter die als Symbiose bezeichneten Erscheinungen einzureihen pflegt, von den Aleurodiden bisher nicht bekannt geworden. Vielleicht hängt das damit zusammen, daß der Kot der Aleurodiden, wie ich im Verlauf meiner oben erwähnten Untersuchungen feststellen konnte, keinen Zucker enthält, dagegen eine große Menge N-haltiger organischer Substanzen (Aminostickstoff-

gruppen). Möglicherweise sind diese Substanzen für den tierischen Organismus nicht aufschließbar, und es erklärt sich so das Fehlen eines Ameisenbesuchs bei den Aleurodiden. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, daß nur das Fehlen der Süße des Zuckers das Fernbleiben von Ameisen erklärt. Wie dem auch sei, sicher ist, daß die Rußtaupilze jene Stoffe zu verwerten verstehen und daß durch ihre Vermittlung die Copeognathen zu Nutznießern der Aleurodiden werden, ohne daß diese aber, wie z. B. die Blattläuse von den Ameisen, von ihnen irgendwelchen Vorteil hätten.

Wenn oben das Abhängigkeitsverhältnis der Copeognathen erwähnt wurde, so ist das nicht so zu verstehen, als ob diese etwa strenge Nahrungsspezialisten wären und nur von Rußtaupilzarten leben könnten, die auf Aleurodidenkot gewachsen sind. Die angestellten Zuchtversuche zeigten vielmehr, daß die Tiere auch auf anderen Pilzarten gediehen, Eier ablegten und ihre ganze Entwicklung vom Ei zur Imago durchmachten. So genügte, vorausgesetzt, daß die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse paßten, jede verunreinigte Agarplatte, auf der sich die üblichen Pilzrasen eingestellt hatten, zur Aufzucht der Tiere. Es ist also kaum anzunehmen, daß der *Ectopsocus* gerade auf die eine Aleurodidenart zu seinem Unterhalt angewiesen ist. Davon allein hängt aber die Möglichkeit einer Bindung an die Aleurodide nicht ab. Die Vermehrung der Tiere ging im Gewächshaus so freudig vor sich, sie zeigte sich so wenig von Licht und frischer Luft abhängig, daß die Annahme sich aufdrängte, das Tier habe mit seinem Eindringen in ein Warmhaus die passenden Lebensbedingungen gefunden (s. Anm. auf S. 475). Dazu kommt noch, daß die Sterblichkeit der Larven mir, soweit meine Beobachtungen reichten, auch in der Petrischale bei Ernährung mit Rußtaupilzen erheblich geringer schien als bei Ernährung mit anderen Pilzen. Natürlich reichen diese Beobachtungen nicht aus, um den Nachweis zu führen, die Art sei ein normales Glied der *Trialeurodes*-Biozönose. Immerhin aber — und das war Grund genug zu näherer Prüfung — hatte sie sich im vorliegenden Falle unleugbar zu einem Glied dieser Biozönose entwickelt, und selbst wenn sich der Fall als einzig dastehend entpuppen sollte, wäre es mindestens interessant, in einem einzelnen Falle das Zustandekommen eines derartigen Abhängigkeitsverhältnisses festzustellen.

Es besteht, wie gesagt, trotz der deutlichen Hinneigung der optimalen Entwicklungstemperaturen der Art zu den im Gewächshaus vorliegenden Verhältnissen die Möglichkeit, daß der *Ectopsocus* als Freilandtier normalerweise auf Pilzen polyphag lebt oder sich wenig-

stens von den auf den Exkrementen anderer Homopterenarten lebenden Rußtaupilzen ernährt.

In diesem Falle hätten wir es mit einem höchst klaren Beispiel der ersten Entstehung einer spezialisierten Ernährungsweise durch geographische Isolierung in kleinstem Maßstab zu tun sowie mit einem Beispiel dafür, wie einer Art, die sich infolge Ortswechsels in besondere Verhältnisse versetzt sieht, bis dahin bedeutungslose Eigentümlichkeiten ihrer Reaktionsnorm (s. WEBER 1930) zugute kommen können.

Da eine experimentelle Durcharbeitung über den Rahmen dessen hinaus, was im folgenden gebracht werden wird, kaum eine Lösung dieser Frage erwarten läßt, bleibt mir nur die Bitte an andere Beobachter, die Möglichkeit eines ernährungsphysiologischen Zusammenhangs zwischen Copeognathen und Homopteren in Betracht zu ziehen und dahingehende Beobachtungen bzw. solche über eine andersartige Ernährung der vorliegenden Art unter natürlichen Bedingungen in geeigneter Weise bekannt zu machen.

Bei der näheren Durcharbeitung der Biologie der Art ergab sich über die für meine Aleurodidenarbeit erforderlichen Feststellungen hinaus noch einiges Interessante, das eine gesonderte Darstellung der Ergebnisse erwünscht erscheinen ließ. In vieler Beziehung gehören ja die Copeognathen zu den auch in unserer Heimat vertretenen Insektengruppen, deren Kenntnis noch weite Lücken aufzuweisen hat. Solche Lücken klaffen z. B., ganz abgesehen von der Morphologie, in unseren Kenntnissen von der Eizahl, Eiablage, der Zahl der Larvenstadien, kurz vieler Punkte der Biologie. Da die Art sich, im Gegensatz zu den bisher daraufhin geprüften Copeognathen (ENDERLEIN), in der Petrischale so einfach züchten ließ, war eine Ausfüllung dieser Lücken nicht schwierig. Was die Morphologie betrifft, so begnüge ich mich in der vorliegenden, der Biologie des Tieres gewidmeten Arbeit mit einer kurzen Darstellung der für das Verständnis der Eiablage wichtigen weiblichen Geschlechtsorgane, ohne daß ich damit diesen Punkt für erledigt hielt. Ich möchte zum Schluß noch bemerken, daß die Art ein geradezu ideales Versuchstier für ökologische Untersuchungen darstellt und daß es nur dem Mangel an Zeit zuzuschreiben ist, wenn sich meine dahingehenden Versuche im engsten Rahmen hielten.

II. Allgemeines über die Lebensgewohnheiten. Gespinste.

Die Tiere halten sich an der Ober- und der Unterseite von Blättern auf, und zwar mit Vorliebe an halb oder ganz welken, oft an vertrockneten Blättern, deren Fläche derart verkrümmt ist, daß die entstandenen

kleinen Vertiefungen leicht mit den für viele Copeognathen charakteristischen, feinen Seidengespinsten überspannt werden können. Einige der an der Unterseite der Blätter gelegenen Gespinste ähneln sehr den entsprechenden Erzeugnissen von *Stenopsocus stigmaticus*, die F. LUD-

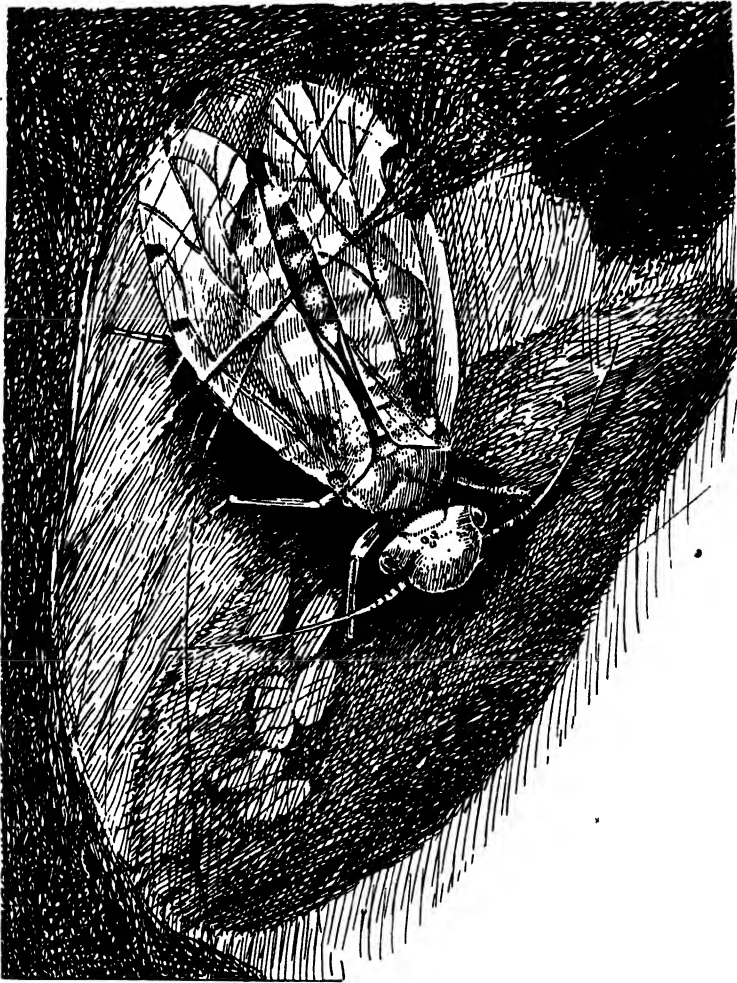


Abb. 1. Ein Weibchen von *Ectopsocus parvulus* bei seiner aus mehreren Gelegen bestehenden Eiplatte. Das zuletzt abgelegte Gelege scheint noch durch das Deckgespinst hindurch. Ein Teil des oberen Gespinstes ist noch sichtbar. Die dunklen Flecken sind Kotballen.

WIG aus der Umgebung von Greiz (1908) beschrieb, andere, die an der Oberseite der Blätter lagen und sich über die Vertiefungen legten, die die Hauptadern auf der Blattfläche verursachen, gleichen mehr den Gespinsten derselben Art, die R. STÄGER (1917) in der Schweiz an Flie-der beobachtete. Ein Mittelding zwischen diesen beiden Typen stellen

Gespinnste dar, die sich auf der Blattunterseite an die Hauptader anlehnen und den Winkel zwischen ihr und der Blattfläche überbrücken. Regelmäßig sind die Gespinste aber nie, ihre Form hängt immer von dem gewählten Ort ab. Stets handelt es sich um flächige Netze von äußerst feinen, verworren ineinander verfilzten Fäden, die je nach der Form der Unterlage verschiedene Ausdehnung haben können. Unter den Netzen ist stets so viel freier Raum, daß er den Tieren zum Aufenthalt genügt (Abb. 1). Besonders groß sind die Netze an der Unterseite der Blätter, es zeigte sich im Lauf der Untersuchungen, daß sie hier besondere Be-



Abb. 2. *Ectopsocus parvulus*. Larve I. Mittelfuß.

deutung haben, insofern sie die jungen Larven, die leicht den Halt am Boden verlieren, am Herabfallen verhindern. Ich kann in dieser Hinsicht LUDWIGS Deutung der entsprechenden Netze bei *Stenopsocus* nur zustimmen. Ob darüber hinaus die Gespinste zum Schutz der Tiere oder der Eier gegen tierische Feinde wirksam sind, wie STÄGER das bei *Stenopsocus* anlässlich seiner Untersuchungen über deren natürlichen Feind *Campyloneura virgula* (Capside) feststellen konnte, entzieht sich meiner Beurteilung, da ich keinen Feind der Psocide zu beobachten Gelegenheit hatte.

Unter den Netzen, wo auch die Eier abgelegt werden, saßen die Tiere entweder einzeln oder in mehr oder weniger zahlreicher Gesellschaft. Sie scheinen eine ausgesprochene Abneigung zu haben, sich voneinander zu entfernen, wenigstens solange sie noch nicht die Geschlechtsreife erreicht haben.

So findet man denn in den Räumen unter den Netzen oft {zahlreiche Larven verschiedenen Alters, die sich an den dort wachsenden Pilzrasen betätigen und, wie auch schon an anderen Arten festgestellt wurde (*Psocus gibbosus* nach ENDERLEIN), dabei meist den sonderbaren Anblick einer Schafherde gewähren, weil sie alle die Köpfe in einer Richtung halten und oft reihenweise die Pilze abweiden. Fällt ein Tier von der Blattfläche und gerät so ins Netz, so vermag es sich auf diesem mit voller Sicherheit zu bewegen, vermöge einer Eigentümlichkeit im Bau der Fußglieder, auf die meines Wissens bis jetzt nicht hingewiesen wurde.

Wie Abb. 2 zeigt, ist das erste Fußglied an der distalen Kante der Sohlenseite mit einem konischen, ventral- und distalwärts gerichteten Vorsprung ausgestattet, an dessen Spitze einige starre Borsten eng zusammenstehen. In der Normallage bildet dieser Vorsprung mit der

glatten Sohlenseite des zweiten Fußgliedes einen spitzen Winkel, dessen Schenkel sich bei zunehmender Flexion des zweiten Fußgliedes einander nähern und so eine Zange bilden, die sich wohl dazu eignet, Gespinnstfäden zu fassen und festzuhalten. Dieselbe Einrichtung, die in Abb. 2 vom ersten Larvenstadium abgebildet ist, finden wir bei allen Stadien, auch bei der Imago, wieder, es ist wohl sicher anzunehmen, daß sie sich korrelativ zu der Spinnfähigkeit herausgebildet hat.

Was diese betrifft, so habe ich an biologischen Beobachtungen den Angaben STÄGERS über *Stenopsocus* nichts hinzuzufügen.

III. Das Gehaben der Imagines, Bewegungen, Fraß, Koten,

Alle beobachteten Imagines waren geflügelte Weibchen, trotz eifrigem Suchens konnte ich unter den Hunderten zur Untersuchung kommenden Tieren kein Männchen entdecken. Es handelt sich hier um eine Feststellung, die auch schon an anderen Copeognathenarten gemacht wurde. So ist nach ENDERLEIN das Männchen von *Psocus bipunctatus* L. 1761 bis heute unbekannt geblieben, von *Bertkavia lucifuga* (RAMB. 1842), bei der das Weibchen flügellos ist, hat man bisher nur ein einziges Exemplar des geflügelten Männchens aufgefunden, und das Männchen von *Reuterella helvimacula* ENDERL. wurde bis jetzt nur in England entdeckt.

Die Fortbewegung der Tiere geschah durchweg vermittels einer normalen Schreitbewegung, niemals konnte ein Tier beim Fliegen ertappt werden. Dieser Umstand erleichterte bei Versuchen ungemein das Auszählen der Individuen, denn auch wenn das Zuchtgefäß weit offen stand, versuchte nie ein Tier, sich durch Flug und nur selten durch Laufen weiteren Unannehmlichkeiten zu entziehen. Das ist um so erstaunlicher, als die Flügel sehr wohlentwickelt, lang und mit einer vollzähligen Muskelgarnitur versehen sind, immerhin aber kein einzig dastehender Fall, da ja bekanntlich viele Copeognathen und auch manche anderen Insekten von ihrer nach dem anatomischen Befund zweifellos vorhandenen Flugfähigkeit keinen oder nur geringen Gebrauch machen (manche Wasserwanzen, Käfer). Die Fortbewegungsform, auch die der Larven, gleicht im übrigen der der anderen Psociden, d. h. es handelt sich um eine huschende, ziemlich rasch fördernde Laufbewegung.

Tiere, die auf der Flucht sind, die man z. B. gewaltsam von ihrem Wohnsitz entfernt hat, suchen meist schnell einen Schlupfwinkel zu erreichen und scheinen dabei dunkle und enge Orte zu bevorzugen, eine Reaktionsform, die man bei ihrer versteckten Lebensweise von vornherein erwarten kann. Im übrigen sind die Reaktionen auf äußere Reize

nur wenig ausgeprägt, am meisten Eindruck machen Berührungsreize, z. B. Erschütterungen der Unterlage, die sicher durch die an der Spitze des letzten Fußgliedes dorsal von den Krallen stehenden langen Borsten recipiert werden (Abb. 2). Trotz der wohlentwickelten Augen machen Schattenreize offenbar keinen Eindruck auf die Tiere.

Auf welche Weise *Ectopsocus* sein Futter findet und erkennt, konnte ich nicht feststellen, doch schien es mir, als handelte es sich um ein einfaches Herumsuchen unter Abtasten des Bodens mit den Maxillar- und Labialtastern.

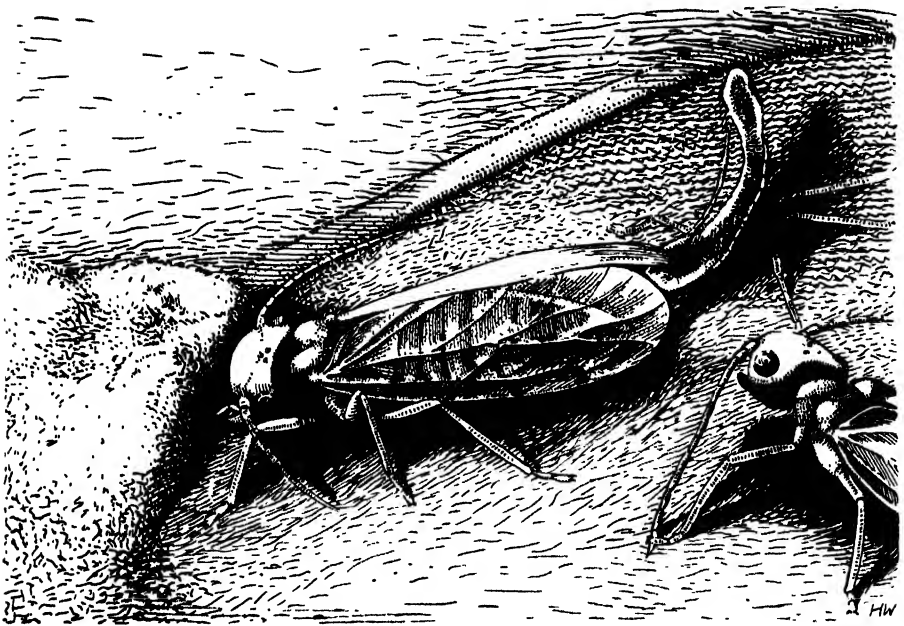


Abb. 3. *Ectopsocus parvulus*. Zwei Weibchen und eine von der letzten Häutung stammende Exuvie. Das links sitzende Tier befrißt einen Pilzrasen, das rechte ist im Begriff, den einen Fühler zu reinigen.

Beim Fraß verhalten sich die Tierchen sehr stereotyp: Sie weiden systematisch den vor ihnen liegenden Pilzrasen ab, wobei sie zunächst mit dauernden langsamen Nick- und Drehbewegungen des Kopfes in der recht beweglichen Halsregion auszukommen suchen. Erst wenn sie auf diese Art nichts mehr erreichen, gehen sie einen Schritt weiter und beginnen das Spiel von neuem. Ist, wie in Abb. 3, der Pilzrasen, den das Tier befrißt, ziemlich hoch, so dreht es den Kopf auch um seine Längsachse und beschneidet dabei die Rasen in der aus der Abbildung ersichtlichen Weise.

Unter den Larven ist Kannibalismus nicht selten. Besonders Junglarven, die eben beim Auskriechen und (s. unten) noch unbeweglich sind, werden von ihren älteren Genossen gerne verzehrt.

Der unverwertbare Rest der Nahrung, in dem übrigens stets noch keimfähige Sporen enthalten sind, sammelt sich im Enddarm, dessen recht komplizierter Bau bereits von RIBAGA an einer andern Art beschrieben und überdies aus Abb. 6 zur Genüge ersichtlich ist. Die in dieser Abbildung kontrahierten, stark muskulösen Aussackungen des Rectums¹ besorgen mit der Ringmuskulatur des schlauchförmigen Rectalteils zusammen die Formung des Kots, der in der Regel als ein länglichrunder, schwarzglänzender, klebriger Ballen ausgestoßen wird, gelegentlich aber, z. B. bei der Eiablage (s. unten) in Tropfenform als eine dicke Flüssigkeit abgegeben werden kann. Die Kotballen hängen meist auch in Massen in den Gespinsten.

Außer den Ortsbewegungen kommen noch Reinigungsbewegungen vor, die sich nicht von den bei anderen Insekten üblichen unterscheiden, nur die Reinigung der Fühler, die in Abb. 3 rechts dargestellt ist, fällt auf, da das Tier dabei mit dem Vorderbein auf den Fühler tritt und ihn dann durch Heben des Kopfes zwischen Boden und Fuß durchzieht.

IV. Die Fortpflanzung.

Unter dem ganzen Material fand sich, wie schon gesagt, kein einziges Männchen, der Schluß lag also nahe, daß die Art sich unter den gegebenen Verhältnissen ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt. Ähnliche Vermutungen hegte man schon seit längerer Zeit bezüglich der oben erwähnten Arten, von denen keine oder nur sehr wenige Männchen nachgewiesen waren (ENDERLEIN). Ein einwandfreier Nachweis der immerhin bemerkenswerten Möglichkeit war aber wegen der Schwierigkeit der Aufzucht der bisher untersuchten Arten nicht versucht worden. Diese Schwierigkeit fiel im vorliegenden Falle fort und in der Tat gelang denn auch hier die Aufzucht von Weibchen, die gleich nach dem Auskriechen aus dem Ei isoliert wurden und nach Erreichung des Imaginalstadiums normale Eier ablegten, aus denen sich Weibchen entwickelten, die in derselben Weise zur Eiablage gebracht werden konnten. So glückte es, unter ständiger Kontrolle drei und mehr Generationen heranzuziehen, ohne daß je ein Männchen auftrat und ohne daß die Vermehrungsfähigkeit in irgend erkennbarer Weise nachließ.

¹ Es handelt sich hier sicher nicht um Rectaldrüsen, wie RIBAGA meint.

Eine mindestens fakultative Parthenogenese, und zwar im Sinne einer ausgesprochenen Thelytokie, ist damit bei der untersuchten Art einwandfrei nachgewiesen. Ob es sich wirklich nur um eine fakultative Parthenogenese handelt, kann ohne länger dauernde Beobachtungen der Art an anderen Fundorten nicht sicher bewiesen werden, nur soviel ist sicher, daß während 8 Monaten in unserem Falle trotz lebhaftester Vermehrung kein Männchen vorkam. Bei strenger Thelytokie wäre das natürlich, auch wenn nur fakultative Parthenogenese vorläge, ohne weiteres damit zu erklären, daß von Anfang an nur Weibchen, vielleicht sogar nur ein Weibchen, in das Gewächshaus verschlagen wurden. Natürlich müßten dann die Weibchen unbefruchtet gewesen sein, was bei etwaiger Seltenheit der Männchen, die man wohl auch hier vermuten darf, nicht erstaunlich wäre.

Außer dieser nicht mehr nachweisbaren Möglichkeit spricht für die Annahme einer nur fakultativen Parthenogenese der Umstand, daß der Geschlechtsapparat der Weibchen stets mit einem wohlentwickelten Receptaculum seminis ausgestattet war, das bei obligatorisch parthenogenesierenden Insekten sonst meist fehlt (Aphidinen). Einen endgültigen Schluß erlaubt jedoch auch diese Feststellung nicht.

“ V. Die weiblichen Geschlechtsorgane.

1. Die inneren Geschlechtsorgane (Abb. 4 und 5).

Vom inneren Geschlechtsapparat der Psociden war bis jetzt bekannt, daß der Eierstock aus vier oder fünf Paaren von Ovariolen besteht, die dem polytrophen Typ angehören, und daß außerdem ein kugeliges Receptaculum in die Vagina von der Dorsalseite her mündet (RIBAGA, IMMS, HANDLIRSCH).

Von diesem bekannten Schema weicht die vorliegende Art insofern ab, als sie im ganzen nur sechs Eiröhren besitzt, die allerdings dem polytrophen Typ angehören. Je drei dieser Röhren münden in einen sehr kurzen, in der Ruhe kontrahierten Schenkel des Oviducts, der eine weithumige, in der Ruhe durch den meist prall gefüllten Mitteldarm zu einem flächigen Gebilde zusammengedrückte, der Bauchwand anliegende Röhre bildet. Diese Röhre, die sich nur erweitert, wenn ein reifes Ei hindurchgleitet (Abb. 6), ist zunächst dünnwandig und muskulös, geht aber bald in eine Vagina über, die, wenigstens auf ihrer ventralen Wand, stark chitiniert ist. Nahe der Ausmündung öffnet sich querspaltförmig in die Vagina der Stiel des Receptaculums.

Dieses besteht, wie Abb. 4 zeigt, aus zwei Abschnitten, einem gestielten Atrium, das abgeflacht erscheint, und einem blasenartigen

Sack, der wohl die eigentliche Spermathek darstellt. Das Atrium erweitert sich vom Stiel her rasch, seine in der Normallage (das Receptaculum ist stets nach vorn an die Wand der Vagina gelegt) ventrale Wand ist dicker als die dorsale und so gewölbt, daß sie eine Mulde bildet, in die sich die mit dünner Cuticula, aber meist sehr dicker, aus vermutlich als Drüsen fungierenden Cylinderzellen aufgebaute Epidermis versehene

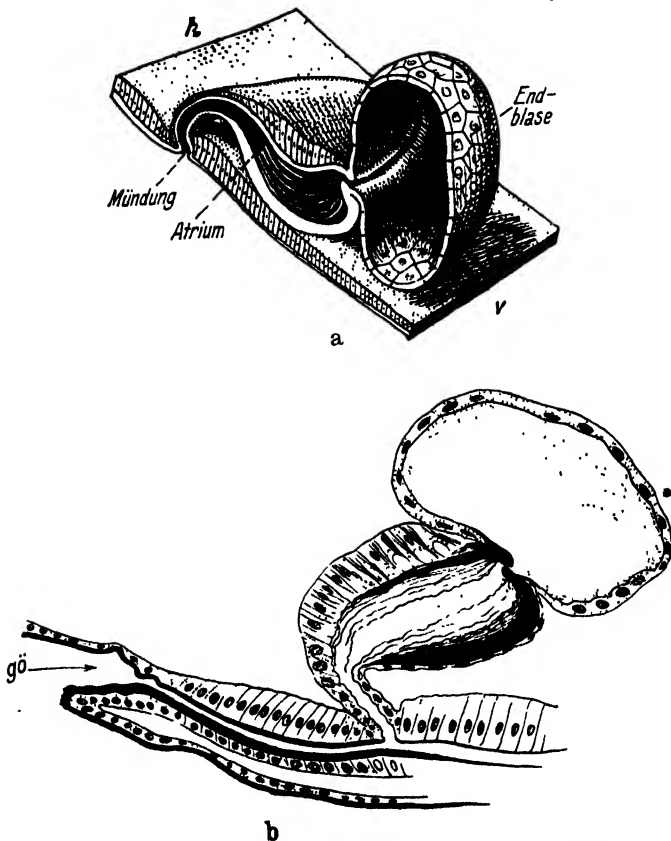


Abb. 4. *Ectopsocus parvulus* ♂. Receptaculum seminis. a linke Hälfte schematisch rekonstruiert, b annähernd median gelegener Sagittalschnitt.

Dorsalwand hineinlegt (Abb. 4a und b). Die individuell verschiedene Höhe des Epithels der Dorsalwand hängt vermutlich vom Alter des Tieres ab und ist damit zu erklären, daß verschiedene Funktionsstufen vorliegen.

Ein Querschnitt durch das Atrium zeigt so die Form einer Mond-sichel mit abgerundeten Spitzen, sein Hohlraum erscheint erfüllt von parallel laufenden, äußerst feinen, cuticularen Häutchen, die sich offenbar von der einen der beiden Wände oder auch von beiden loslösen,

an der Kante aber mit der Wand in Verbindung bleiben. Auch in diesem Punkte verhalten sich nicht alle Individuen ganz gleich; bald erscheinen die Häutchen deutlicher, bald scheinen sie fast ganz zu fehlen. An der, wie die Abbildung zeigt, einen gebogenen Spalt bildenden Mündung des Atriums in den Endsack erscheinen beide Wände stark verdickt und kräftig chitiniert, sie bilden einen durch eigene Elastizität wirksamen Verschuß und legten sich bei allen untersuchten Tieren lippenartig eng aneinander. Der Endsack bildet eine dünnwandige Blase, an der eine Cuticula nicht unterschieden werden kann. Das Epithel der Blase besteht aus polygonalen platten Zellen mit großen Kernen, Anzeichen einer sekretorischen Tätigkeit sind nicht zu erkennen. In fast allen Fällen erschien der Sack völlig leer und lag, plattgedrückt und zusammengefallen, der Wand des Atriums dorsal auf. Nur in einem Falle verhielt sich die Blase so, wie sie in Abb. 4 dargestellt ist, d. h. sie war prall, das Lumen war deutlich erkennbar und erschien im Präparat teilweise mit einer körnigen Masse ausgefüllt, die nach Hämalaun-VAN GIESON-Färbung gelbrot aussah und deren Herkunft nicht ermittelt werden konnte. Um Sperma handelte es sich nicht, es besteht jedoch die Möglichkeit, daß die Masse ein Sekret der Atriumwand darstellt.

Nach der Geschlechtsöffnung zu, die, wie an Hand der sternalen Längsmuskulatur festgestellt werden konnte, auf der Grenze zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment liegt, verdicken sich die Wände der Vagina ringsum, die Geschlechtsöffnung wird von den einzelnen Teilen des äußeren Geschlechtsapparates umstellt, die weiter unten näher beschrieben werden sollen.

Kommen wir auf das Ovar zurück, so ist zunächst festzustellen, daß sich die Eiröhren schon im letzten Larvenstadium fast bis zur Reife entwickeln. Sie erscheinen hier, wie Abb. 5a, b zeigt, als langgestreckte, undeutlich perlschnurförmige Gebilde, an denen die Endkammer, die einzelnen Nährzellgruppen und die in der Reifung begriffenen, von der Endkammer nach der Basis an Größe zunehmenden Eizellen deutlich zu unterscheiden sind. Beim frischgeschlüpften, noch nicht ausgefärbten Weibchen haben sich die Eiröhren bereits derart in die Länge gestreckt, daß sie, um Platz im Abdomen zu haben, sich in eine Schleife legen müssen (Abb. 6). Die basale Eizelle ist bereits derart herangewachsen, daß sie die nächstfolgende um ein Mehrfaches an Größe übertrifft, sie braucht nicht einmal mehr einen Tag, um vollends legereif zu werden (Abb. 5b). Die Eiröhren behalten nun ihre Länge bis zum Aufhören der Legetätigkeit, das normalerweise mit dem Erschöpfungstode zusammenzutreffen scheint, ziemlich unverändert bei. Abb. 5c—e zeigt

als Beispiel neben einer Eiröhre eines frisch geschlüpften Weibchens die von Tieren, welche 6 bzw. 54 Eier abgelegt haben. Eine merkliche Erschöpfung ist beim letzteren noch nicht zu erkennen.

Bemerkenswert ist, daß alle sechs Eiröhren stets in ganz gleichem Rhythmus arbeiten und daß infolgedessen immer sechs Eier auf einmal legereif sind, die denn auch stets in ganz kurzen Ab-

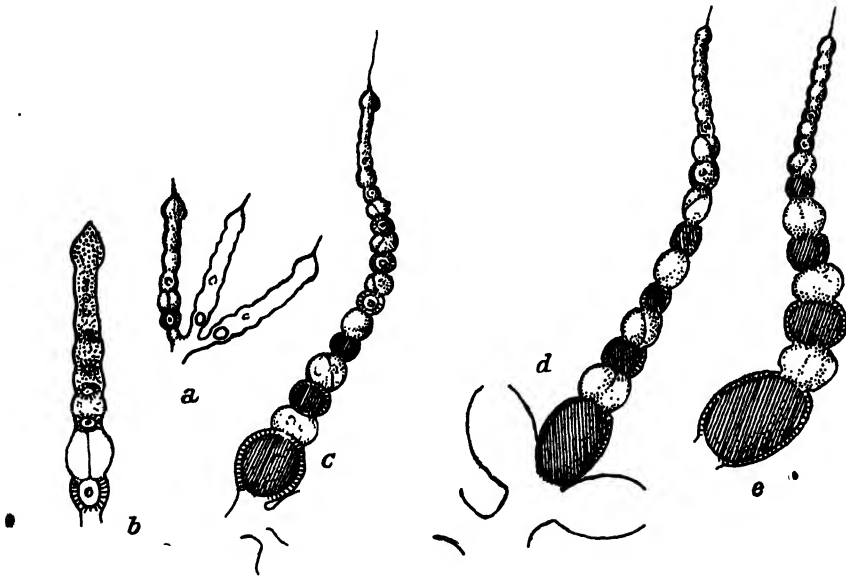


Abb. 5. *Ectopsocus parvulus*, Ovariolen. a vom sechsten Larvenstadium, schwach, b stärker vergrößert; c von einem geschlüpften, noch nicht ausgefärbten ♀; d von einem ♀, das sechs Eier abgelegt hat; e von einem ♀, das 54 Eier abgelegt hat. a, c, d, e sind gleich stark vergrößert.

ständen abgesetzt werden. Der zeitliche Abstand zwischen zwei Eischüben hängt von der Ernährung und den Außenfaktoren (Temperatur, Feuchtigkeit) ab, vor der ersten Eiablage ist ein Reifefraß des Weibchens jedoch nicht notwendig.

Alle wichtigen anatomischen Eigentümlichkeiten der Eiröhren sind aus Abb. 5 ersichtlich, es sei nur erwähnt, daß die Nährzellgruppen jeweils nur aus ganz wenigen, großen Zellen bestehen.

2. Die äußeren Geschlechtsorgane.

Die äußeren Geschlechtsorgane bestehen aus einem Paar von Fortsätzen, die vor der Geschlechtsöffnung am Hinterrand des 8. Abdominal-segments gelegen sind, und aus zwei Paaren, die, hinter der Geschlechtsöffnung gelegen, zum 9. Abdominalsegment gehören. Trotz ihrer ge-

ringen Größe sind diese Anhänge, die zusammen den Legeapparat des Tieres bilden, allem Anschein nach Homologa der Gonapophysen anderer Insektengruppen und sollen daher auch als solche bezeichnet werden.

Die Abb. 6 und 7 sollen über die Stellung und den Bau der Gonapophysen orientieren. Sie zeigen, daß das erste Gonapophysenpaar unbeweglich dem Rand einer ventral von der Geschlechtsöffnung liegenden, an der Kante stark chitinierten, in der Mitte spitz zulaufenden Schuppe aufsitzt. Nur mit dieser Schuppe zusammen, an deren Basis links und rechts kräftige Muskelbündel angreifen, kann das erste Gonapophysenpaar bewegt werden, und zwar um eine senkrecht zur Medianebene gelegene Achse.

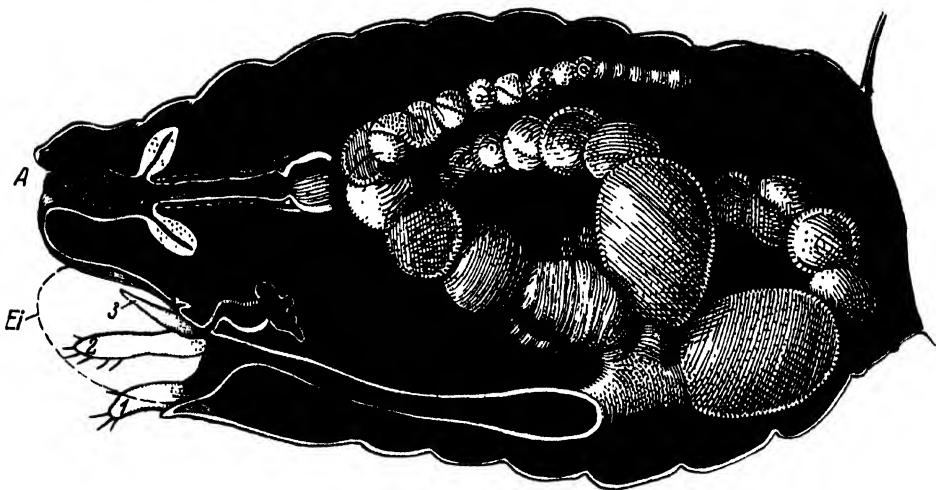


Abb. 6. *Ectopsocus parvulus* ♀. Abdomen, linke Hälfte; der Darm ist, mit Ausnahme des Rectums, entfernt, ebenso das Fett und alle inneren Organe außer den Geschlechtsorganen. Zur Orientierung über deren Funktion sind die äußeren Geschlechtsorgane in der Stellung eingetragen, die sie bei der Elablage einnehmen. Das Ei ist nur durch eine gestrichelte Umrißlinie angegeben.

Die Anhänge selbst sind sehr einfach gebaut, ihre Basis ist ziemlich breit, distalwärts werden sie dünner und tragen an der Spitze einige kräftige, lange Borsten, die vermutlich als Tastorgane fungieren.

Die beiden hinteren Gonapophysenpaare stehen dorsal von der nach hinten gerichteten Geschlechtsöffnung, das eine, weiter lateral gelegene, ist durch zwei Muskelpaare beweglich, und zwar im wesentlichen auf die Geschlechtsöffnung zu und von ihr weg; sehr weitreichend sind diese Bewegungen aber nicht. Dieses Paar (2) ist länger als das erste und von ähnlichem Bau, mit mehreren Borsten an der Spitze. Das dritte (3), dicht über dem ersten gelegene Paar ist gleich lang wie das erste und wird daher in der Ventralansicht vollkommen von

diesem verdeckt. Insbesondere in durchsichtigen Totalpräparaten wird es daher leicht übersehen, um so mehr als es keine Borsten aufweist und weniger stark pigmentiert und chitiniert ist als die beiden anderen Paare.

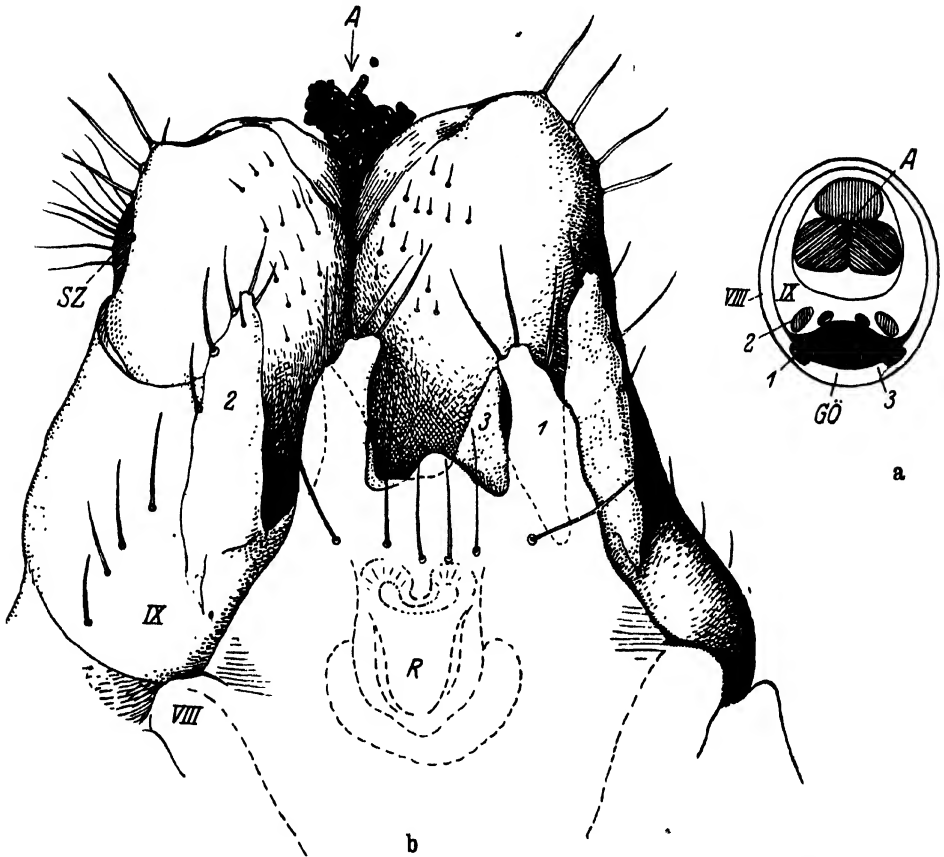


Abb. 7. *Ectopsocus parvulus* ♀. a Grundriß des Hinterleibsendes mit seinen Anhängen. b schiefe Ventralansicht des Hinterleibsendes. VIII, IX Abdominalsegmente, 1, 2, 3 die drei Gonapophysenpaare, A After, GÖ Geschlechtsöffnung, R Receptaculum, durch die Haut durchschimmernd, SZ Gruppe von Sinneshaaren.

Die drei Gonapophysenpaare legen sich in der Ruhe eng zusammen und an den Afterapparat, der über ihnen vorspringt und, wie bereits von anderen Copeognathen bekannt ist, aus drei papillenartigen Vorsprüngen besteht, zwischen denen die eigentliche Afteröffnung gelegen ist¹.

¹ Nach RIBAGA scheinen bei *Trichopsocus dalii* ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, es wird jedoch noch ein Paar mit der Basis tief eingesenkter gebogener Styli beschrieben, die bei unserer Art fehlen. Vielleicht sind sie ein abgetrennter Teil des ersten Gonapophysenpaars.

Über die morphologischen Beziehungen, wie sie sich aus der Lagerung der hier nicht näher geschilderten Muskulatur ergeben, unterrichtet am besten die schematische Grundrißabb. 7a. Sie zeigt, daß die Verhältnisse durchaus denen entsprechen, die für die äußeren Anhänge des Geschlechtsapparates anderer Insekten zutreffen, es liegt daher meines Erachtens kein Grund vor, die geringe Größe und mangelhafte Gliederung der hier vorliegenden Anhänge zum Anlaß zu nehmen, ihnen die morphologische Gleichwertigkeit mit den normal entwickelten Gonapophysen anderer Insekten abzusprechen, die ja doch auch ontogenetisch aus ungegliederten Fortsätzen sich herausbilden.

Zusammenfassend kann ich also HANDLIRSCH nicht zustimmen, wenn er dem »Gonopodenpaar«, das ENDERLEIN bei manchen Copeognathen aufgefunden hat und das nach der Beschreibung sich mit unserem ersten Gonapophysenpaar deckt, jede Gemeinsamkeit mit den Legeapparaten anderer Insekten abspricht. Dagegen scheint HANDLIRSCH, wenn er davon spricht, daß seiner Meinung nach Reste von zwei Gonapophysenpaaren bei den Copeognathenweibchen nachweisbar seien, wenigstens die von mir als zweites und drittes Gonapophysenpaar aufgefaßten Organe ähnlich zu deuten, wenn er auch nicht näher auf ihren Bau eingeht.

Bedenklich erscheint es mir aber, wenn man die beschriebenen Organe überhaupt als rudimentär oder als »Reste« auffaßt, wie das gerade bezüglich der Copeognathen öfters geschieht. Wir werden weiter unten sehen, daß das Zusammenwirken der Organe beim Legevorgang durchaus nicht den Eindruck macht, als handelte es sich hier um einen Apparat von nebensächlicher Bedeutung oder gar um ein nicht mehr funktionierendes Anhangsgebilde, einen Rest aus vergangenen Tagen.

VI. Die Eiablage.

Bei Zimmertemperatur pflegt das Weibchen schon am Tage nach der letzten Häutung das erste Gelege abzusetzen. Wie alle folgenden, besteht es aus sechs Eiern, die den sechs Ovariolen entstammen und in wechselnder Anordnung, aber fast immer dicht zusammen und womöglich in einen Winkel, wie ihn z. B. Blattrippen bieten, abgesetzt werden. Das Weibchen benimmt sich dabei stets folgendermaßen:

Hat es einen passenden Platz gefunden, so dreht es sich in engen Kreisen herum, etwa wie ein Hund, der sich hinlegen will, tastet den Boden dabei eingehend mit den Gonapophysen ab und macht dann, stehenbleibend, mit dem Hinterleibe krampfhaft peristaltische Bewegungen, wobei das Ei offenbar aus der Ovariole in den Eileiter ge-

schoben wird, denn das Tier hebt nun den Hinterleib und preßt unter sichtlicher Anstrengung das Ei aus der Geschlechtsöffnung heraus. Sogleich wird das Ei wie von einer Zange von den Gonapophysen erfaßt und vor dem Herabfallen bewahrt. Das geht ganz selbsttätig vor sich, denn das Ei schiebt sich so heraus, daß es mit seinem vorderen Teil auf dem ersten Gonapophysenpaar ruht und vom zweiten seitlich umgriffen wird. Welche Rolle das dritte Paar spielt, konnte wegen seiner für die Beobachtung ungünstigen Lage nicht sicher ermittelt werden; doch ist anzunehmen, daß es das Ei von oben her erfaßt. Jedenfalls ist das Ei genügend fixiert, um bei der folgenden Bewegung nicht zu Boden zu fallen. Das Tier schüttelt sich nämlich, gleich nachdem das Ei erschienen ist, wie ein Hund, der aus dem Wasser kommt, und geht erst nach dieser Bewegung dazu über, das Ei abzusetzen.

Im selben Augenblick, in dem das weißglänzende Ei aus der Geschlechtsöffnung hervorkommt, mitunter auch schon etwas vorher, tritt aus der Afteröffnung ein Tropfen schwarzen, zähflüssigen Kotes, der eine Menge Pilzfragmente enthält und sogleich durch die Rinne zwischen den beiden ventralen Afterpapillen (Abb. 7b) zum Ei geleitet wird, das er umgibt und so schmutzig grau färbt.

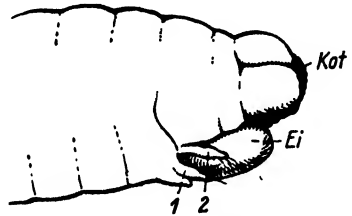


Abb. 8. *Ectopsocus parvulus* ♀. Seitenansicht des Hinterleibs bei der Eiablage. Vergl. Text.

Erst wenn das Ei in diesem Zustande ist, biegt sich der Hinterleib nach dem Boden, preßt das Ei an und indem das Tier einen Schritt vorwärts geht, zieht es den Legeapparat vom Ei ab. Es scheint mir sicher, daß mangels einer Kittdrüse der Kottropfen dazu dient, das Ei zu befestigen, jedenfalls klebt es so fest am Boden, daß das Abziehen des Legeapparates es nicht zu verschieben vermag.

In ziemlich kurzen Abständen folgen auf das erste Ei die anderen fünf, in 2—3 Stunden ist in der Regel die ganze Eiablage beendet. Ist das Gelege so wie in Abb. 18 fertiggestellt, so macht sich das Tier daran, ein dichtes, festanliegendes Gespinst darüber anzufertigen. Die Form dieses Gespinstes richtet sich nach der Form des Geleges, die wiederum von dem Ort der Eiablage abhängt. In frei, z. B. an der Wand einer Petrischale, abgesetzten Gelegen sind die Eier einander so sehr wie möglich genähert, in Blattrippenwinkeln sind die Gelege meist langgestreckt (Abb. 9). Oft wird ein Gelege zu einem schon vorhandenen hinzugefügt und durch Gespinste mit ihm verbunden (s. Abb. 1).

Die Eiablage fand meist in der Nacht statt, doch gilt diese Regel nicht unbedingt, in einzelnen Fällen legten die Tiere auch während der Mittagsstunden.

Normalerweise legt (bei 18—20° C) jedes Tier täglich ein, höchstens zwei Gelege ab, die größte tägliche Eiziffer ist bei frisch geschlüpften Tieren zu verzeichnen, während ältere Tiere es nur noch auf ein Gelege in zwei Tagen bringen. Die höchste beobachtete Gesamteizahl war 132, also 22 Gelege, doch ist es wahrscheinlich, daß bedeutend höhere

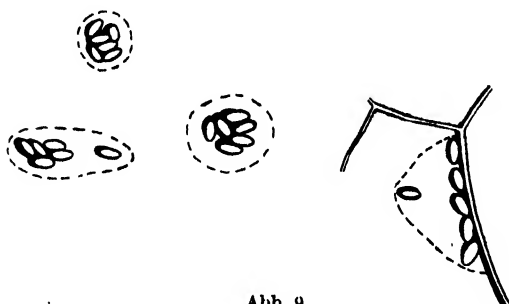


Abb. 9.

Abb. 9. *Ectopsocus parvulus*. Verschiedene Gelege an Blattadern und an Glaswänden, Umriss der Deckgespinste durch gestrichelte Linien angedeutet.

Abb. 10. *Ectopsocus parvulus*. Ovariolen eines Weibchens, das 126 Eier abgelegt hat.

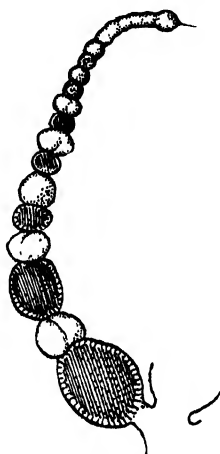


Abb. 10.

Eizahlen vorkommen können, denn die Ovariolen eines Tieres, das 126 Eier abgelegt hatte und daraufhin getötet wurde, erwiesen sich als keineswegs erschöpft (Abb. 10).

Ein Einfluß der Nahrung auf die Eiproduktion konnte nur insofern festgestellt werden, als hungernde Tiere bald die Legetätigkeit aufgaben und abstarben, für die Eizahl blieb es aber gleichgültig, ob die Weibchen auf Agarkulturen beliebiger Pilze oder auf Rußtau gezogen wurden. In beiden Fällen gab es bei Tieren, die von der letzten Häutung an isoliert gehalten und beobachtet wurden, Schwankungen zwischen neun und 20 Gelegen, bis der Tod eintrat.

Der Einfluß der Temperatur auf die Eizahl wurde nicht ermittelt.

VII. Die Eientwicklung und das Auskriechen der Junglarven.

Die Veränderungen, die sich am Ei vollziehen, sind durch das dichte Gespinst der Beobachtung entzogen, und eine Darstellung der Embryonalentwicklung ist hier auch nicht beabsichtigt. So ist nur festzustellen, daß im schlüpfreifen Ei der Embryo in gekrümmter Haltung, mit an-

gelegtem Kopf und ventralwärts umgebogenem Hinterleibsende ruht und daß er außer vom Chorion noch von einer, alle Anhänge des Körpers überziehenden, sehr feinen Embryonalhülle umgeben ist.

1. Die Dauer der Eientwicklung hängt in erster Linie von der Temperatur ab. Die optimale Temperatur, die auch keinerlei schädigenden Einfluß auf die Vitalität der Eier ausübt, vorausgesetzt, daß die Feuchtigkeit nicht zu gering wird, liegt um 20° C, eher etwas höher. Bei dieser Temperatur nimmt die Entwicklung der Eier etwa 9 Tage in Anspruch. Auch bei 25° geht die Entwicklung noch gut vonstatten, doch dauert sie hier 10—11 Tage, eine Schädigung findet nicht statt. Das Ansteigen der Entwicklungsdauer bei überoptimalen Temperaturen, das JANISCH durch seine Kettenlinienformel (Exponentialgesetz) fassen will, ist also hier deutlicher als in anderen Fällen kenntlich. Von höheren Temperaturen wurden nur 32° und 37° noch geprüft. In beiden Fällen begannen die Eier trotz hoher Feuchtigkeit nach einigen Tagen zu schrumpfen und starben ab.

Die hohe Lage des Entwicklungstemperaturoptimums ist bei einem Tier der gemäßigten Zone erstaunlich und weist auf die einleitend angeführten Schlüsse bezüglich des Vorkommens der Art im Gewächshaus hin. Wenn die Art wirklich normalerweise in unseren Breiten im Freiland lebt¹, so kann dort ihre Vermehrungsfähigkeit nicht bedeutend sein, während die Temperaturverhältnisse im Gewächshaus für sie geradezu ideal sind, um so mehr, als in jeder Beziehung die Art ungehemmt auf Außenfaktoren reagiert, also im Sinne meiner Ausführungen von 1930 zu den Arten mit nicht fixiertem Reaktionstyp gehört, eine Reaktionsform, wie sie in den Subtropen und den Tropen häufiger ist als in gemäßigtem Klima. Arten mit solchem Reaktionstyp wird naturgemäß der Übergang aus dem Freiland in das Gewächshaus, in dem die Schwankungen der abiotischen Außenfaktoren vergleichsweise minimal sind, leichter fallen als Arten, deren Reaktionstyp irgendwie fixiert ist. Zum Vergleich kann man hier an die parthenogenesierenden Generationen der Blattlausarten denken, deren Vermehrung im Gewächshaus in ähnlicher ungehemmter Weise sich vollzieht wie die der vorliegenden Art oder an *Trialeurodes vaporariorum*, deren Reaktionstyp qualitativ und quantitativ sehr an die von *Ectopsocus* erinnert.

¹ Anmerkung: Nach ENDERLEIN (1929) lebt die Art in Süd- und Westeuropa, sowie auf Tenerife; in Deutschland ist sie sehr selten. Das stimmt mit den vorliegenden Feststellungen gut überein.

Schon aus diesem Grunde ist das gemeinsame Auftreten der beiden Arten, auch abgesehen von den ernährungsphysiologischen Zusammenhängen, mehr als ein Zufall. Die Ähnlichkeit bezieht sich natürlich in allen genannten Fällen nicht nur auf die Fixierung des Reaktionstyps, sondern auch auf die hohe Lage des Temperaturentwicklungsoptimums bzw. der Zone 100proz. Mortalität.

2. Dem Auskriechen der Junglarve geht die Eröffnung des Chorions voraus. Sie geschieht durch einen besonderen Apparat, den Eisprenger. Ein solcher ist zwar von anderen Insektengruppen bereits bekannt, z. B. von den Wanzen, den Blatt- und Schildläusen und gewissen Käfern, meines Wissens aber bei den Copeognathen noch nicht beobachtet.

Er ähnelt am meisten dem Eisprenger der Blattläuse (*Aphidina*), der durch GIMMINGHAM bekannt geworden ist, und bildet eine sägezahnige, scharfe, pigmentierte Schneide in der Mittellinie des Vorderkopfes des Embryos. Bei der Junglarve ist dieser Apparat nicht mehr zu sehen, denn er bildet, wie die entsprechenden Einrichtungen der Hemipteren, nicht etwa einen Teil der Larvencuticula, sondern ist ein Produkt der dünnen embryonalen Hülle, die die Junglarve noch innerhalb des Chorions umgibt. Diese Hülle wird erst abgestreift, wenn das Tierchen sich aus dem Chorion befreit hat, und bleibt dann, samt dem Eisprenger, bei der leeren Eischale zurück.

Die Funktion des Eisprengers, die wegen des deckenden Gespinstes nicht direkt beobachtet werden kann, läßt sich aus der Beschaffenheit der leeren Eihülle leicht erschließen. Der Schlitz, aus dem die Larve sich herausdrängt, ist ein längslaufender, an der Oberseite des einen Eipols sich hinziehender Schnitt. Offenbar wird also der Eisprenger, dessen Bau und Lage aus den Abb. 11 und 12 hervorgeht, von innen her gegen das Chorion gedrückt und schneidet, wegen seiner in den Abbildungen erkennbaren Zähne wie eine Säge wirkend, entweder mit einer Bewegung oder durch mehrmaliges Beugen und Strecken des Kopfes die Eischale durch. Besonders wirksam muß dabei der wie eine gezähnte Meißelspitze aussehende vorderste Teil sein, der wahrscheinlich wie der spitze mittlere Fortsatz des Eisprengers der Pentatomiden (HEYMONS) das erste Loch stößt.

Den weiteren Verlauf des Schlüpfens kann man direkt beobachten: Zuerst schiebt sich durch Dehnung des Körpers der Kopf mit dem Eisprenger aus dem Spalt, der Körper folgt unter andauernden peristaltischen Bewegungen, ohne daß sich die innerhalb der Embryonalhülle hilflos steckenden Beine irgendwie beteiligten. Schließlich steckt das

Tierchen nur noch mit der Hinterleibsspitze in der Schale (Abb. 13, 14), sein Körper ist maximal gestreckt und steht in spitzem Winkel steif von der Unterlage ab. Da in der Regel alle sechs Eier eines Geleges sich ganz gleichzeitig entwickeln, stehen in diesem Stadium also jeweils sechs solche gestreckten weißglänzenden, am Vorderende durch den als dunklen Scheitelstrich erkennbaren Eisprenger ausgezeichneten, ganz unbewegt erscheinenden Gebilde von dem Gespinst ab. Diesen höchst eigentümlichen Anblick hat man aber nur kurze Zeit, denn außer bei extremer Trockenheit, der die Larven in diesem Stadium leicht er-

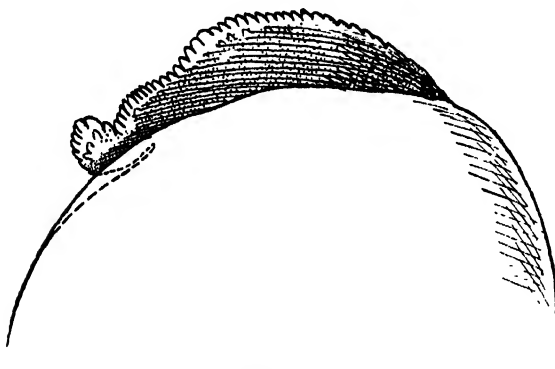


Abb. 11.

Abb. 11. *Ectopsocus parvulus*. Scheitel des schlüpfreifen Embryos mit dem Eisprenger.

Abb. 12. *Ectopsocus parvulus*, schiefe Seitenansicht der frischgeschlüpften, noch von der Embryonalhülle umgebenen Junglarve.

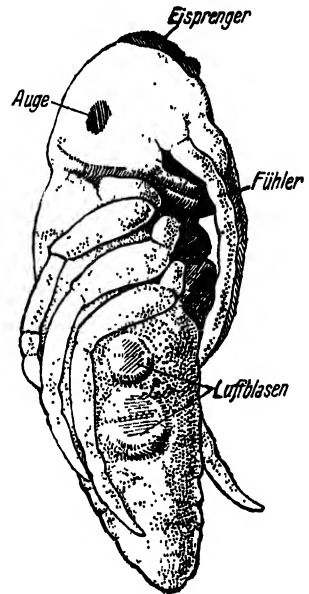


Abb. 12.

liegen, folgt nun sofort das Abstreifen der Embryonalhülle, die das Tier so unbeweglich macht. Man bemerkt bei diesem Vorgang keine äußerlich sichtbare Bewegung, die Hülle reißt vielmehr wie von selbst an der Basis des Eisprengers längs auf und gleitet, zuerst den Kopf freigebend, nach hinten. Erst wenn die Gliedmaßen frei zu werden beginnen, fangen sie an, sich zu bewegen, deutliche peristaltische Bewegungen des Körpers treten auf und schieben die Hülle immer weiter nach abwärts, dann biegt sich der merklich kürzer gewordene Körper nach hinten und befreit dabei die Beinspitzen, und schließlich helfen die Beine beim Freimachen der Hinterleibsspitze. Mitunter allerdings stecken die Beinspitzen auch noch in der Hülle, wenn der Hinterleib schon ganz frei ist. Alle diese Bewegungsphasen sind in den Abb. 13 und 14 erkennbar, ein näheres Eingehen erfordert nur die erste Phase

des Prozesses, die schwer verständlich ist, weil das Platzen der Haut scheinbar ganz selbsttätig sich vollzieht.

Beim genaueren Zusehen bemerkt man aber im Innern des Körpers Luftblasen, die von vorn nach hinten wandern und, indem sie zusammenstoßen, sich immer mehr vergrößern (Abb. 12—14). Der Größe der Luftblasen und ihrer Bewegungsrichtung nach kann es sich nicht um Tracheenluft, sondern nur um verschluckte Luft handeln, die in den Darm gepreßt und dort so lange aufgehäuft wird, bis der erreichte Binnendruck genügt, um die Embryonalhülle zu sprengen. Parallele Er-

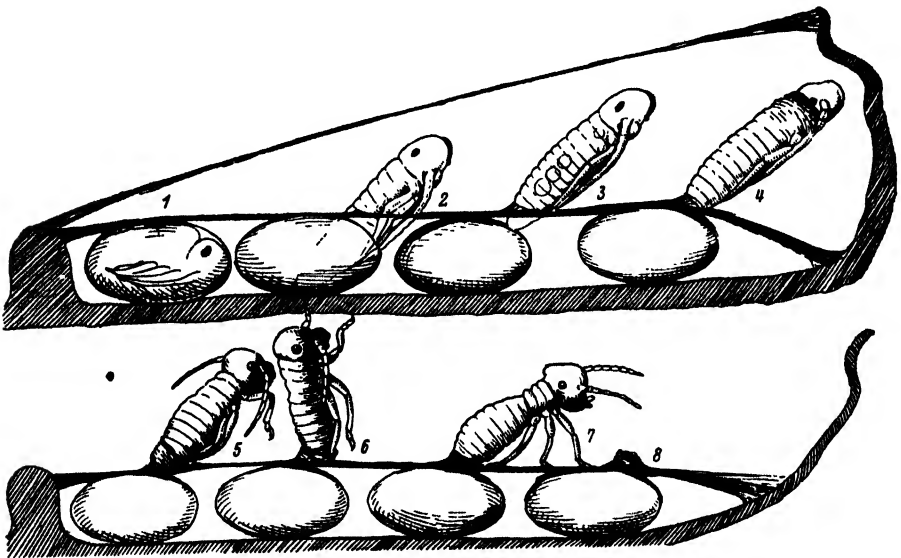


Abb. 13. Schematische Darstellung der beim Auskriechen der Junglarve von *Ectopsocus parvulus* aus dem Ei aufeinanderfolgenden Phasen. Bei 4 beginnt das Abstreifen der Embryonalhülle, das bei 7 vollendet wird.

scheinungen sind schon von REGEN bei *Liogryllus* und von EIDMANN bei der Küchenschabe beschrieben, die vor jeder Häutung sich durch Aufnahme von Luft in den Kropf (nicht auf trachealem Wege, wie WILLE bei der deutschen Schabe feststellen zu können meinte) aufblähen und dadurch den zur Häutung nötigen inneren Druck herstellen. Bei wasserlebenden Insekten kann an Stelle der Luft Wasser treten; es sei hier auf die von RUNGIUS beschriebenen Vorgänge bei der Häutung der *Dytiscus*-Larve verwiesen. Hier ist es die Rectalblase, die durch Wasseraufnahme gewaltig gedehnt wird und so nicht nur die Häutung, sondern auch das Auskriechen aus dem Ei unterstützt.

Zu diesen Fällen kommt nun der im vorstehenden beschriebene, in dem wohl zum ersten Male eine Unterstützung des Abstreifens der

Eihüllen durch Aufnahme von Luftmengen in den Darm nachgewiesen wurde. Die geringere Durchsichtigkeit der Haut älterer Larven machte es unmöglich, etwaige ähnliche Vorgänge bei den Larvenhäutungen festzustellen.

Hat die Junglarve das Gelege verlassen, so bleibt als Rest ein meist dreieckiges Loch im Gespinst, unter dem die leere Eischale, entsprechend durchlöchert, liegt, und am Rande des Loches die zu einem winzigen Ballen zusammengeschrumpfte Embryonalhülle, an der meist noch der Eisprenger als dunkler Bogen sichtbar ist.

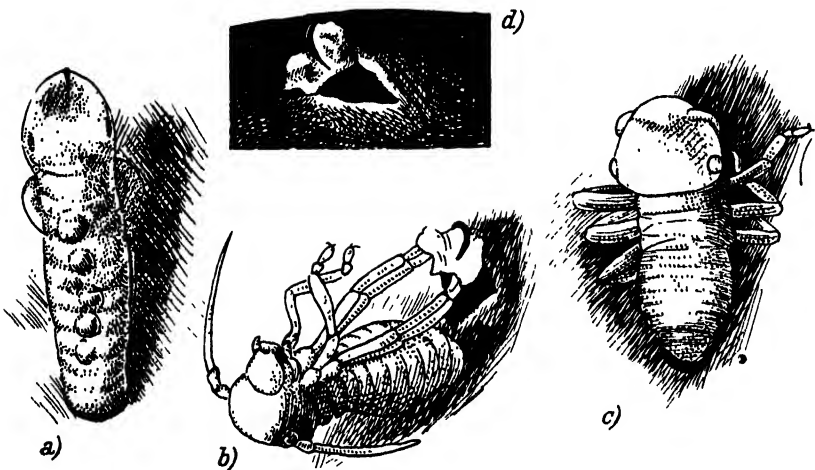


Abb. 14. Naturgetreue Wiedergaben einzelner Phasen des Auskriechens von *Ectopocus parvulus* aus dem Ei. a die noch von der Embryonalhülle umgebene Junglarve. b Befreiung der Beine. c Befreiung der Hinterleibsspitze. d das Loch im Gespinst und die abgestreifte Hülle.

Ich möchte nicht versäumen, darauf hinzuweisen, daß die Vorgänge beim Auskriechen unserer Copeognathenart ganz auffallend denen gleichen, die von gewissen Homopteren bekannt sind. So sei auf die Darstellung verwiesen, die noch kürzlich SNODGRASS von dem Auskriechen der Aphididen-Fundatrix aus dem Winterei gegeben hat. Form und Funktion des Eisprengers sowohl wie auch das Herausschieben des Embryos und das Abstreifen der Hülle gleichen vollkommen dem, was oben beschrieben wurde. Diese Feststellung ist insofern nicht unbedeutend, als BÖRNER schon lange eine phylogenetische Zusammengehörigkeit der Hemipteren und der Copeognathen vermutet und mit dieser Anschauung, vielleicht zu Unrecht, bis jetzt nicht viel Anklang gefunden hat.

VIII. Die Larvenentwicklung.

Der Junglarve, die den ersten Fährlichkeiten ihres Lebens, großer Trockenheit oder den kannibalischen Gelüsten ihrer älteren Schwestern glücklich entgangen ist und zunächst sich als ein äußerst zartes, schlankes, fast weißes Geschöpf präsentiert, fällt in der Regel die Nahrungssuche nicht schwer, da das Weibchen seine Gelege nicht weit entfernt von guten Nahrungsquellen anzulegen pflegt. So kann das Tier rasch erstarken und erscheint schon am 2. Tage seines Larvenlebens breiter und, teils weil es ausgefärbt ist, teils weil die aufgenommene Nahrung durch die Haut hindurchschimmert, auch dunkler.

Bei diesem wie bei den folgenden Larvenstadien fällt es auf, wie sehr die Tiere zwischen den einzelnen Häutungen an Länge und Breite zu-

nehmen. Dieses Wachstum erstreckt sich naturgemäß in erster Linie auf den weichhäutigen Hinterleib, doch ist bei allen Stadien auch der Thorax noch dehnbar genug, um an Größe zunehmen zu können. Die Größenzunahme ist es auch, die eine Feststellung der Zahl der Häutungen erschwert. Es bleibt zu diesem Zweck kein anderes Mittel als die genaue, andauernde Beobachtung isolierter Tiere, verbunden mit Zählung der Exuvien und Messung

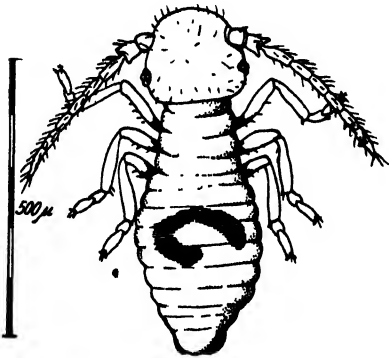


Abb. 15. *Ectopsocus parvulus*, erstes Larvenstadium, dorsal.

der Größe des Kopfes, die sich zwischen den Häutungen nur unwesentlich verändert. Die Auszählung der Exuvien begegnet allerdings ebenfalls Schwierigkeiten, da sie offenbar von den Tieren gelegentlich verzehrt werden.

Die auf solche Weise erstmals für einen Vertreter der Copeognathen ermittelte Zahl der Häutungen ist, wenn man von dem Abstreifen der Embryonalhülle absieht, sechs, es sind also im ganzen sieben Entwicklungsstadien oder sechs Larvenstadien zu unterscheiden.

Die morphologische Unterscheidung dieser Stadien ist nicht ganz einfach, denn die allgemeinen Bauverhältnisse des Körpers sind bei allen Stadien ziemlich gleich. Die Beingliederung verändert sich, wie die Abb. 15—17 zeigen, während des Larvenlebens gar nicht, die Junglarve hat wie die Imago zwei Fußglieder. Was die Gliederung der Fühler anlangt, so erreicht schon das zweite Larvenstadium die endgültige Zahl von 13 Fühlergliedern, das erste Stadium hat nur acht Glieder,

die beiden ersten und das letzte Glied gehen unverändert auf die folgenden Stadien über, die dazwischenliegenden Glieder werden während der ersten Häutung quer geteilt.

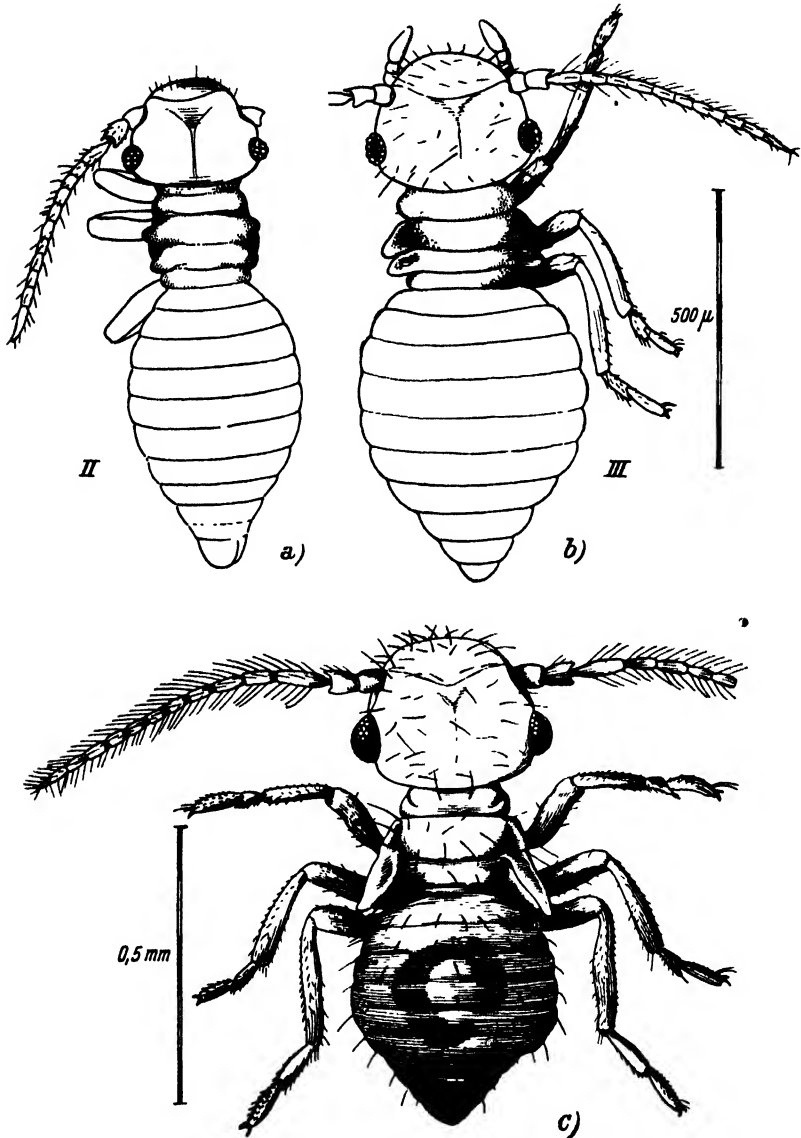


Abb. 16. *Ectopsocus parvulus*. a Larve, II. Stadium. b Larve, III. Stadium. c Larve, IV. Stadium, eben geschlüpft, daher noch sehr kurz.

Die Flügelanlagen zeigen sich in Andeutungen zuerst beim zweiten Stadium (Abb. 16a) und werden mit jeder Häutung größer. Auch in den Perioden zwischen den Häutungen stockt jedoch ihr Wachstum

nicht ganz. Die Facettenaugen, die bei der Junglarve sehr klein sind und nur aus fünf bis sechs Facetten bestehen, springen schon bei der zweiten Larve deutlich halbkugelig vor und nehmen nun mit jeder Häutung an Größe und Facettenzahl zu. Die Ocellen treten erst bei der Imago auf.

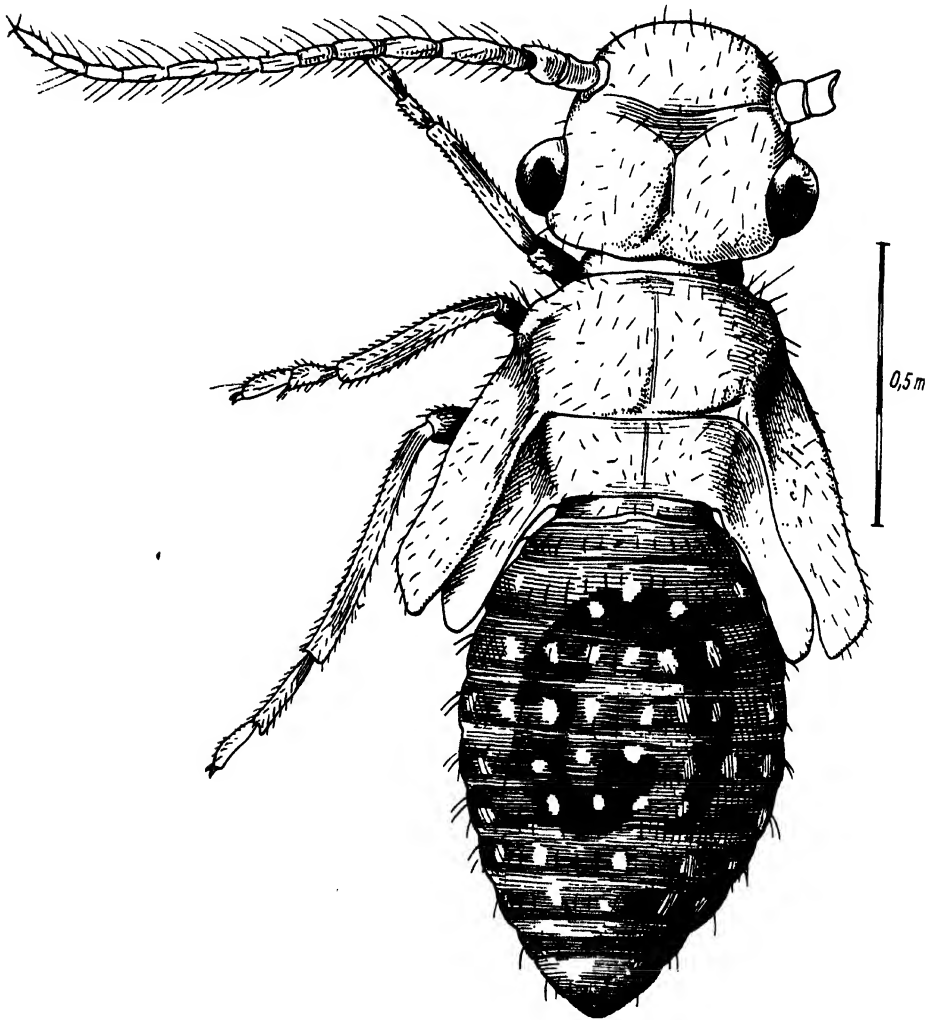


Abb. 17. *Ectopsocus parvulus*. Larve, VI. Stadium.

Die Häutungen vollziehen sich alle in derselben Weise, als Beispiel soll die letzte etwas näher beschrieben werden: Das Tier setzt sich an einer beliebigen Stelle fest, und die Haut des Kopf- und Thoraxrückens reißt längs auf. In der üblichen Weise schiebt sich der Kopf und der Körper aus der Öffnung heraus, die Beine werden befreit, während ihre Hüllen den

Halt am Boden nicht aufgeben, und das noch weichhäutige, fast weiße Tier bleibt, mit dem Hinterleibsende die eigentümlich plattgedrückte Exuvie berührend, eine Zeitlang sitzen. Dabei macht die Hinterleibsspitze leichte Bewegungen auf der Oberfläche der Exuvie, deren Bedeutung nicht ermittelt werden konnte. Die Flügel bilden gleich nach der Befreiung des Körpers weiße Bällchen an den Thoraxseiten, sie breiten sich aber rasch aus, wobei sie zunächst an der Basis glasklar werden, weiter spitzwärts aber opak bleiben. Schließlich schreitet die Ausbreitung und Aushärtung auch nach den Spitzenteilen fort, die bisher abgespreizt getragenen Flügel werden nach hinten gelegt und liegen bald, völlig fertig, dachartig dem Hinterleibe an. Zwei Phasen dieser Vorgänge sind in der Abb. 18 dargestellt, die übrigbleibende Exuvie ist in Abb. 3 abgebildet.

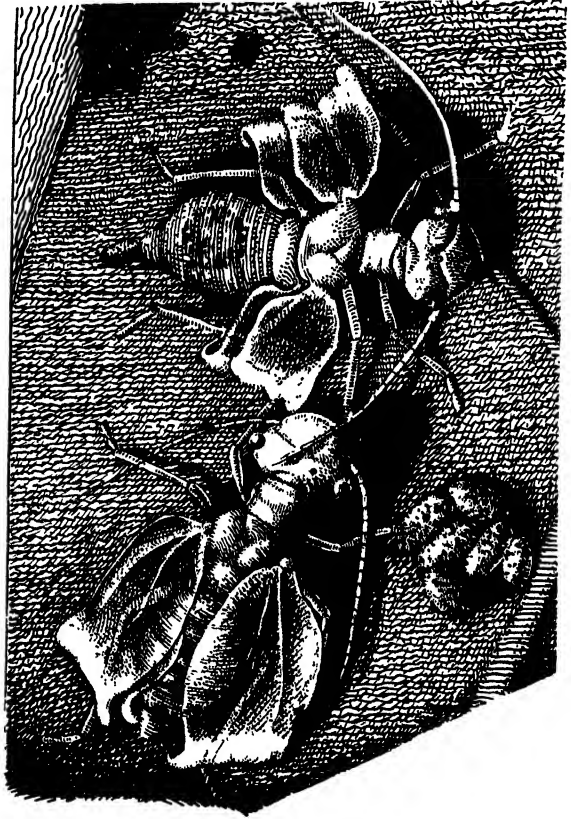


Abb. 18. Zwei frisch geschlüpfte Weibchen von *Ectopsocus parvulus*, mit aufeinanderfolgenden Phasen der Flügelausbreitung. Daneben ein von einem anderen Weibchen abgesetztes Gelege, das noch nicht übersponnen ist.

Bei Zimmertemperatur (20°) nimmt die ganze Larvenentwicklung 16 bis 18 Tage in Anspruch, die gesamte Entwicklungsdauer von der Eiablage bis zur letzten Häutung dauert also unter diesen Umständen 25—27 Tage. Da das Weibchen schon in den ersten 24 Stunden nach der Häutung legefähig ist, können somit unter optimalen Temperaturbedingungen theoretisch jährlich gegen zwölf Generationen auftreten, eine Zahl, die über alle bisher geäußerten Vermutungen bezüglich der Generationenzahl der Copeognathen hinausgeht. Es wurde nämlich bis jetzt angenommen, daß die einheimischen Vertreter dieser Gruppe nur ganz wenige, vielleicht zwei Generationen hervorbringen.

In unserem Falle ist dazu zunächst zu bemerken, daß durch angestellte Versuche der Nachweis von mindestens fünf, während der Wintermonate aufeinander folgenden Generationen gelang. Eine in der Reaktionsnorm der Art begründete Winterruhe scheint also zu fehlen, die Eier wie die Larven entwickeln sich, wenn die nötige Wärme vorhanden ist, ohne Rücksicht auf die Jahreszeit, die oben angegebene Generationenzahl ist also auch praktisch möglich. Dabei sind die Generationen nicht scharf getrennt, was nach dem, was oben über die Dauer und Intensität der Legetätigkeit gesagt wurde, nicht erstaunlich ist. Etwa einen Monat lang kann das Weibchen im Durchschnitt täglich ein Gelege absetzen, so daß die aus den ersten Eiern gekrochenen Tiere bereits mit der Eiblage begonnen haben können, während das Muttertier seine Legetätigkeit noch nicht beendet hat. Infolgedessen findet man in den Kolonien stets Eier, Larven aller Stadien und Imagines nebeneinander und kommt zu diesem Ergebnis auch, wenn man versuchsweise ein Weibchen isoliert und die Nachkommenschaft ungestört läßt.

Dem allen nach ist das Vermehrungspotential der Art sehr bedeutend, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß die Fähigkeit zu ausschließlich parthenogenetischer Vermehrung eine hemmungslose Zunahme der Individuenzahl begünstigt. Entgegen wirkt einer hemmungslosen Vermehrung allerdings die nicht unbedeutende Sterblichkeit der Larven, die sich nur bei hoher Luftfeuchtigkeit (80—90%) in engen Grenzen halten läßt. Auch die kannibalischen Neigungen der Larven, die besonders bei starker Vermehrung der Individuenzahl auf engem Raum in Erscheinung treten, spielen den vorliegenden Beobachtungen nach eine recht beträchtliche Rolle im Massenwechsel der Art. Gegen Trockenheit empfindlich sind übrigens auch die Imagines, hungernde Tiere hielten sich in mit sterilem feuchtem Fließpapier beschickten Schalen mehrere Tage lang, in trockenen Schalen starben sie regelmäßig über Nacht.

Auch bezüglich der Larvenentwicklung und der Mortalität kann man also wieder sagen, daß das Tier den Verhältnissen, wie sie im Gewächshaus vorliegen, hinsichtlich seiner Reaktionsform aufs beste entspricht.

Zusammenfassung.

1. Die Copeognathenart *Ectopsocus parvulus* wurde in einem Gewächshaus an verschiedenen Wirtspflanzen in Gesellschaft von *Trialeurodes vaporariorum* aufgefunden.

2. Sie ernährte sich dort ausschließlich von den Rußtaupilzen, die auf den Exkrementen der Aleurodide in Menge wachsen, doch konnte nachgewiesen werden, daß die Art auch auf anderen Pilzen gedeihen

kann. Andere Nahrung scheint nicht angenommen zu werden, nur ältere Larven fallen nicht selten Junglarven der eigenen Art an.

3. Die Tiere stellen Gespinste von verschiedener Form her, unter denen sie herdenweise leben und auch die Gelege absetzen, die ihrerseits wieder mit dichten Seidengeweben überspannt sind. Die großen Gespinste dienen in erster Linie als Fallnetze, der besondere Bau der Fußglieder ermöglicht den Tieren ein sicheres Gehen auf gespannten feinen Fäden.

4. Nur parthenogenetische Fortpflanzung (Thelytokie) wurde beobachtet, Männchen traten nicht auf, doch läßt sich nicht sicher entscheiden, ob die Parthenogenese fakultativ oder obligatorisch ist.

5. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus nur sechs polytrophen Eiröhren, ein in ein Atrium und eine Endblase geteiltes Receptaculum ist vorhanden, drei Paare von ungegliederten Gonapophysen, die das Ei bei der Ablage festhalten, umstellen die Geschlechtsöffnung.

6. Es reifen stets sechs Eier zu gleicher Zeit, die in Gelegeform rasch hintereinander abgesetzt werden. Die erste Eiablage erfolgt meist innerhalb 24 Stunden nach der letzten Häutung, im ganzen können bis zu 200 Eier abgelegt werden, pro Tag durchschnittlich ein Gelege.

7. Die optimale Temperatur für die Eientwicklung liegt bei 20° C, die Entwicklung dauert hier 9 Tage, höhere Temperaturen verzögern (25°) oder verhindern (32°) die Entwicklung; Ruhepausen gibt es hier so wenig wie bei der Larvenentwicklung.

8. Der Embryo öffnet die Eischale mit einem am Scheitel gelegenen Eisprenger, schiebt sich ganz heraus und streift erst dann die Embryonalhülle, der auch der Eisprenger angehört, ab.

9. Sechs Larvenstadien folgen aufeinander, die sich morphologisch kaum voneinander unterscheiden. Die Flügelanlagen treten beim zweiten Stadium zuerst auf, das schon die endgültige Zahl der Fühlerglieder hat. Die Larvenentwicklung dauert bei optimaler Temperatur etwa 17 Tage. Im Jahre können also etwa zwölf Generationen auftreten, fünf aufeinanderfolgende Generationen wurden während eines Winters im Zimmer festgestellt.

10. Die Sterblichkeit hängt, besonders bei den Junglarven, in erster Linie von der Luftfeuchtigkeit ab, hohe Temperaturen werden in Verbindung mit hoher Feuchtigkeit gut vertragen.

11. Daher und weil die Art dem nicht fixierten Reaktionstyp angehört und sich parthenogenetisch vermehren kann, scheint sie für die im Gewächshause vorliegenden Verhältnisse besonders gut zu passen, ihre starke Vermehrung unter solchen Verhältnissen bestätigt diese

Annahme. Voraussetzung ist aber, da andere Pilze im Gewächshaus in solchen Mengen nicht vorkommen, das Vorhandensein von Rußtau, so daß man eine Abhängigkeit des *Ectopsocus* von *Trialeurodes* feststellen darf.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1. BÖRNER, C., 1904: Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. 27.
2. EIDMANN, H., 1924: Untersuchungen über den Mechanismus der Häutung bei den Insekten. Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsmechanik. Bd. 102.
3. ENDERLEIN, G.: Copeognatha. In: BROHMER, EHRLMANN, ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 6, Lieferung 2, S. VIII, 1—16. Leipzig.
4. — 1929: Entomologica Canaria II. Zool. Anz. Bd. 84.
Verzeichnis der zahlreichen Arbeiten des Autors über Copeognathen in 3. und bei HANDLIRSCH.
5. GIMMINGHAM, C. T., 1926: On the presence of an egg-burster in Aphididae. Trans. Ent. Soc. London.
6. HANDLIRSCH, A., 1926/1930: Corrodentia oder Copeognatha in KÜKEN-THAL, Handbuch der Zoologie. Bd. 4, erste Hälfte. Berlin und Leipzig. S. 862/876.
7. HEYMONS, R., 1906: Über einen Apparat zur Öffnung der Eischale bei den Pentatomiden. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. 2.
8. IMMS, A. D., 1930: A General textbook of Entomology. 2. Aufl. London.
9. JANISCH, E., 1927: Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin.
10. LUDWIG, F., 1908: Zur Biologie des *Stenopsocus stigmaticus* usw. Stettiner Entomol. Zeitschr.
11. REGEN, J., 1922: Der Kropf von *Liogryllus campestris* als Organ zur Aufnahme von Luft zur Zeit der Häutung. Sitzber. Wien. Math. Nat. Klasse III.
12. RIBAGA, C., 1900: Osservazioni circa l'anatomia del *Trichopsocus Dalii*. Rivista patol. vegetale. Tome 9.
13. RITTERSHAUS, K., 1924: Eine neue Art von Eisprengeiern bei *Lamellicornier*-larven. Zool. Anz. Bd. 62.
14. RUNGIUS, H., 1924: In: KORSCHULT, E.: Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrandkäfer. Leipzig. Bd. 2, S. 133ff.
15. SNODGRASS, R. E., 1930: Insects their ways and means of living. Smithsonian scientific series. Vol. 5. S. 152ff.
16. STÄGER, R., 1917: *Stenopsocus stigmaticus* (IMH. et LABR.) und sein Erbfeind. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 13.
17. WEBER, H., 1930: Biologie der Hemipteren. Berlin.

Die Untergattung *Tropocyclops* der Gattung *Eucyclops* (Copepoda Cyclopoida).

Von

Friedrich Kiefer, Dilsberg (bei Heidelberg).

Mit 8 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	487
Allgemeines und Methodisches	488
Untersuchtes Material	491
Die Ergebnisse in quantitativer Hinsicht	493
Die Ergebnisse in qualitativer Hinsicht	500
Die Formen der Untergattung <i>Tropocyclops</i>	506
Schlußbemerkungen	512
Schriftenverzeichnis	514

Einleitung.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse im Folgenden mitgeteilt werden sollen, stellen einen weiteren Versuch dar, mehr Klarheit in Morphologie, Systematik und geographische Verbreitung der Süßwassercyclopiden zu bringen. Hatte ich in früheren Veröffentlichungen (KIEFER 1926, 1929a) die *languidus*- und die *varicans*-Gruppe der Gattung *Cyclops*, die *Leuckarti*-Ähnlichen der Gattung *Mesocyclops* sowie die *fimbriatus*-Gruppe der Gattung *Paracyclops* behandelt, so soll nunmehr eine Gruppe der formenreichen Gattung *Eucyclops* näher besprochen werden, und zwar die der »*prasinus*«-Ähnlichen. Noch in meiner »Tierreich«-Arbeit (KIEFER 1929b) erscheint unter dem Subgenusnamen *Tropocyclops* nur eine einzige Art, eben »*prasinus* FISCHER«, obwohl ich schon damals vermutete, daß wir es hierbei wohl mit einer Sammelart zu tun haben. In einer kurzen Mitteilung (KIEFER 1930) habe ich dann auf Grund verschiedener Beobachtungen erstmals versucht, die *prasinus*-Gruppe in vier selbständige Arten zu zerlegen. Am

Schluß dieser Notiz, in der die Frage der Gliederung der Untergattung *Tropocyclops* ja eigentlich nur aufgestellt, nicht gelöst werden konnte, weil die breiteren Grundlagen hierzu fehlten, habe ich die weitere Behandlung der ganzen Angelegenheit für später in Aussicht gestellt. Schneller als vermutet, sah ich mich indes genötigt, mich erneut mit der fraglichen Artengruppe zu befassen, und zwar im Verlaufe der Bearbeitung der Copepödenausbeute der Sundaexpedition RENSCH. In dem verhältnismäßig spärlichen Cyclopidenmaterial, das von Herrn Dr. G. HEBERER gesammelt worden ist, fanden sich, in einzelnen Proben zum Teil in größerer Anzahl, auch *prasinus*-ähnliche Tiere, die ich nicht alle als miteinander identisch betrachten konnte. Da ich während des vergangenen Jahres auch noch in den Besitz von »*prasinus*«-Material mittel- und südeuropäischer sowie nord- und südamerikanischer Herkunft gelangt bin, entschloß ich mich schon jetzt, obwohl noch nicht alle Voraussetzungen erfüllt waren, zu einer vergleichenden Bearbeitung der ganzen Gruppe.

Allgemeines und Methodisches.

Die Formenfülle, die das durch die fast ausschließliche Beschäftigung mit den Süßwassercopepoden geschulte Auge während der letzten Jahre gerade unter den als »Kosmopoliten« und »Ubiquisten« betrachteten und darum nicht hoch bewerteten Cyclopiden erkennen konnte, veranlaßten mich, nach Methoden zu suchen, welche eine befriedigende Kennzeichnung einander sehr ähnlicher Arten ermöglichten. So bin ich schon vor Jahren dazugekommen, in reichlicherem Grade Maß und Zahl anstatt allgemein gehaltener Ausdrücke wie »lang«, »kurz«, »schlank« usw. zu verwenden. Es wäre natürlich wertvoll, wenn man jeweils das ganze Tierchen, alle seine Gliedmaßen und Anhänge morphometrisch erfassen könnte. Denn dann erst würde man seinen äußeren Körperbau vollständig kennenlernen, und es ließe sich ermitteln, welches die wirklich typischen Merkmale einer Tierform an irgendeinem Biotop sind. Man könnte dann weiter solche »lokalen Typen« (sie könnten vielleicht auch »Topotypen« genannt werden) untereinander vergleichen und dadurch etwas über die Variationsbreite einer Art innerhalb eines größeren oder gar des gesamten Verbreitungsgebietes in Erfahrung bringen. Würden damit gleichzeitig Untersuchungen über die ökologischen Verhältnisse der betreffenden Lebensräume angestellt, so ließe sich mit deren Hilfe wohl ermitteln, welche Formveränderungen des Cyclopidenkörpers durch die Umweltbedingungen und welche anderen »von innen heraus« bewirkt werden.

Solche umfassenden variationsstatistischen Untersuchungen wären nun allerdings in erster Linie für das Verständnis der Entwicklungsmechanik unserer Tiere bedeutungsvoll. Sie müßten aber, und das habe ich schon wiederholt betont, auch für Systematik und Tiergeographie von Wert sein. Indes stößt die Verwirklichung solcher Pläne auf ganz erhebliche Schwierigkeiten. Die Cyclopiden sind verhältnismäßig schon hoch organisierte Tiere mit einer beträchtlichen Anzahl von Gliedmaßen und Anhängen verschiedener Art. Diese alle messend, zeichnend, vergleichend an Hunderten und Tausenden von Exemplaren zu untersuchen, würde eine Unsumme von Kraft, Zeit und Material erfordern. Es wäre aber sehr zu wünschen, daß einmal ein günstiges Zusammentreffen dieser drei Umstände einige Arbeiten der genannten Art entstehen ließe.

Den Bedürfnissen der praktischen Systematik, d. h. zur Kennzeichnung und zum Wiedererkennen verschiedener Formen der Cyclopiden, genügt heute allerdings noch die Berücksichtigung verhältnismäßig weniger Merkmale. Für die Gesamtheit der Cyclopiden sind es etwa die folgenden: Körpergröße; Bau der letzten Thoraxsegmente, des Genital- und des Analsegmentes, der Furcaläste und ihrer Anhänge; Gliederung, Länge, Bewehrung der Vorder- und Hinterantennen; Gliederung der Schwimmbeine, Zahl, Art und Größenverhältnisse ihrer Anhänge; Bau des rudimentären Füßchens und der Genitalklappenbewehrung (rudimentäres sechstes Füßchen); Bau des Receptaculum seminis. Für die verschiedenen Gruppen oder gar nur für einzelne Arten sind zur genügenden Kennzeichnung vorerst noch nicht einmal alle diese Merkmale erforderlich.

Für die Unterscheidung der verschiedenen Formen der *prasinus*-Gruppe suchte ich folgende Merkmale zu verwerten:

1. Die Körpergröße,
2. das Verhältnis des Vorderkörpers zum Hinterkörper;
3. die Beschaffenheit des 5. Thoraxsegmentes;
4. den Bau des Genitalsegmentes;
5. das Längen-Breitenverhältnis der Furcaläste;
6. die Längenverhältnisse der Furcalendborsten;
7. das Verhältnis der längsten Endborste zur Länge eines Furcalastes;
8. die Länge der Vorderantennen;
9. die Dornformel der Endglieder der Schwimmfußäste;
10. das Längen-Breitenverhältnis des Endgliedes vom *Enp.* des P_4 ;
11. das Längenverhältnis der beiden Enddornen dieses Gliedes;

12. das Verhältniß des längeren dieser beiden Dornen zur Länge des Gliedes;

13. die Beschaffenheit der Verbindungsplatte der Füße des vierten Paares;

14. die Bewehrung des rudimentären Füßchens;

15. den Bau des Receptaculum seminis.

Im Verlaufe der Untersuchung hat es sich jedoch herausgestellt, daß eine Anzahl dieser Merkmale für die ganze Gruppe mehr oder weniger kennzeichnend sind oder nur so geringe, nicht oder nur sehr schwer durch Maß, Zahl und Zeichnung zu erfassende Besonderheiten aufweisen, daß sie zur praktischen Unterscheidung der Formen nicht gut verwertbar sind. Ihr Verhalten ist daher nicht weiter verfolgt worden. Es sind dies die obigen Merkmale 2, 3, 4, 8, 13 und 14. Bezüglich des Rec. seminis, das in seiner bezeichnenden Gestalt auch am lebenden Tiere wegen der starken Grünfärbung des Genitalsegments nicht immer gut zu erkennen ist, mußte festgestellt werden, daß es bei keinem der aus verschiedenartig konservierten und erhaltenen Proben stammenden Tierchen mehr brauchbare Umrisse zeigte und daher auch unberücksichtigt bleiben mußte.

Über die Art und Weise des Messens sei folgendes mitgeteilt:

Körpergröße: Zur Verfügung standen ausschließlich in Alkohol oder in Formol (vor der Weiterbehandlung auch in Alkohol überführte) konservierte Tiere. Sie wurden zur Untersuchung in einen Tropfen Glycerin auf dem Objektträger übertragen. Nach Möglichkeit wurden nur sehr gut erhaltene Stücke verwendet. Dennoch waren manche von ihnen nicht schön gerade ausgestreckt, sondern mehr oder weniger stark zusammengezogen, oder aber der Hinterleib war im Gelenk zwischen dem 4. und 5. Thoraxsegment winklig bauchwärts gegen den Vorderleib geknickt. Unter diesen Umständen konnte die Körperlänge, d. i. die Länge vom Stirnrand bis zum Hinterende der Furcaläste, also ohne Endborsten, nicht immer ganz genau gemessen werden. Doch da keines der weiteren Maße auf diese wirkliche oder auf die zu 1000 angenommene Körperlänge bezogen worden ist, genügen die erhaltenen Werte vollständig, um eine einigermaßen richtige Vorstellung der Größe unserer Tiere zu erlangen. Es konnte daher auch darauf verzichtet werden, die Körperlänge durch das umständliche und zeitraubende, von anderen Forschern aber schon angewandte Verfahren des Messens der einzelnen Körperringe zu finden.

Furcaläste: Bei den Furcalästen wurde deren Breite in der Mitte und ihre mittlere Länge gemessen und das Verhältniß der Länge

zur Breite berechnet. Ich habe schon früher (KIEFER 1926) dargelegt, daß dieses Verfahren viel genauer ist als das andere, das die Länge der Furcaläste mit der Länge der letzten Abdominalsegmente vergleicht. Denn diese Segmente sind ja nicht starr, sondern durch Gelenkhäute miteinander verbunden und können bei konservierten Tieren je nach der Einwirkung des Konservierungsmittels mehr oder weniger stark fernrohrartig ineinandergeschoben oder aber auseinandergezogen sein. Darum stellt das Abdomen, wenn man wieder nicht, was nicht ganz so einfach und sicher ist, die Glieder einzeln messen will, ein sehr veränderliches Gebilde und darum keine brauchbare Beziehungsgröße dar.

Furcalborsten: Gemessen wurden nur die vier Endborsten, wobei nach Möglichkeit solche Tiere gewählt wurden, bei denen die längsten Borsten vollständig erhalten waren. Die innerste, zarteste Borste ist manchmal nur sehr schwer oder überhaupt nicht sichtbar, dann nämlich, wenn sie sich eng an die längste Borste oder über oder unter diese gelegt hat. Ausgewertet wurde indes auch nur das Verhältnis der längsten Borste zur Länge eines Furcalastes.

Endglied des Innenastes vom P_4 : Gemessen wurden die größte Breite und die mittlere Länge und daraus wieder das Längen-Breitenverhältnis berechnet.

Enddornen am Endglied des genannten Innenastes: Während der innere, längere der beiden Dornen jederzeit gut sichtbar ist, bereitet es oft Schwierigkeiten, die Länge des äußeren, kürzeren einwandfrei zu ermitteln; denn er liegt meist so dicht neben oder gar über oder unter dem langen Dorn, daß seine Spitze nur schwer zu erkennen ist. Das gegenseitige Längenverhältnis dieser beiden Dornen scheint aber auch nicht so wichtig und bemerkenswert zu sein wie das Verhältnis der Länge des inneren Dornes zur Länge des Endgliedes vom *Enp.* des P_4 .

Untersuchtes Material.

Zur Untersuchung benützt wurden nur solche Tiere, die sich bereits in meinem Besitze befanden. Durch weiteres Material aus verschiedenen Museen hätten die Vergleiche allerdings auf etwas breiterer Grundlage durchgeführt werden können. Aber es scheint mir nicht glaublich, daß hierbei grundsätzlich Neues herausgekommen wäre. Aus diesem Grunde und um den Abschluß dieser Untersuchungen nicht zu lange hinauszuziehen und dadurch auch die Fertigstellung einiger anderen Arbeiten nicht noch weiter zu verzögern, begnügte ich mich, wie gesagt,

mit dem, was ich bereits in meiner Sammlung hatte. Es handelt sich um Material aus vier Erdteilen¹:

Europa: 1. Rheinpfalz, »Oberster Weiher, Nothofen«; LAUTERBORN leg. 9. IX. 1906.

2. Bodenseegebiet, Moortümpel bei Konstanz; KIEFER leg. 30. V. 1925.

3. Norditalien, Umgebung von Vicenza; STAMMER leg. 13. IX. 1930.

4. Insel Kreta. a) »Melidhoni«; b) Hochebene von Omalos; c) »Apo-korono«; WICHMANN leg. Sommer 1926 (Proben von Herrn Prof. CHAPPUIS erhalten).

Afrika: 5. Ostafrika, Massailand, Ngaucka. NEUMANN leg. 1893 (Zoolog. Museum Berlin).

6. Südafrika, Pondoland, Ndawalanefluß; BLENKIRON leg. 1928 (Probe von Frl. J. SCHUURMAN, Johannesburg, erhalten).

7. Madagaskar, Reisfeld »zwischen der Hauptstadt und Ambatomango«; SIKORA leg. 1892 (?) (Zoolog. Museum Berlin).

Asien: 8. Java; a) Guwa-lalai (Fledermaushöhle) bei Tjibodas; b) Tjibodas, Tümpel am neuen Laboratorium; c) Diengplateau; HEBERER leg. 1927.

9. Sumbawa, »Tümpel im Fluß«; HEBERER leg. 17. V. 1927.

10. Flores, Kratersee »Rana Mesé«; HEBERER leg. Juni 1927.

Amerika: Nord 11.: New Jersey, a) Cape May County Farm, weeds in pond; HUTCHINSON leg. 16. VII. 1929. b) Cape May Point, Nymphaea pond; idem 17. VII. 1929. c) Beaver dam, South Dennis, idem 17. VII. 1929.

Süd 12.: Guatemala, Lago Peten; DAMPF leg.	{ Proben von Herrn Prof. V. BREHMER- halten.
13. Uruguay, »La Plata«, THOMSEN leg.	

Von einigen dieser Fundorte lagen leider nur einzelne Tiere vor. Da es sich aber in anderen Fällen, wo reichlicheres Material zur Verfügung stand, gezeigt hat, daß Maße und Verhältnisse von Tieren ein und desselben Fundortes meist auffallend, oft bis aufs μ genau miteinander übereinstimmen, konnte es gewagt werden, auch die einzelnen Tiere in die Vergleiche mit einzubeziehen.

Berücksichtigt wurden nur erwachsene Weibchen.

¹ Wenn nichts anderes vermerkt ist, habe ich die Proben von den Sammlern selbst erhalten. Ich spreche hiermit allen Genannten für Überlassung ihrer Materialien meinen verbindlichsten Dank aus.

Es sei schließlich noch mitgeteilt, daß von sämtlichen Exemplaren, von denen Maße in der unten (S. 494ff.) folgenden Übersicht A gegeben sind, mikroskopische Dauerpräparate angefertigt worden sind, die sich in meiner Sammlung befinden.

Die Ergebnisse in quantitativer Hinsicht.

Die bei meinen Messungen und Berechnungen erhaltenen Zahlen gebe ich in Form von kurzen Übersichten wieder (Übersicht A I—XX). Um Platz zu sparen, sind über die einzelnen Spalten Abkürzungen gesetzt. Es bedeuten:

Länge = die Körperlänge des Tierchens;

Furca = Längen-Breitenverhältnis der Furcaläste;

Endborsten = die Länge der Endborsten von innen nach außen;

Borste : Furca = das Verhältnis der längsten Furcalendborste zur Länge eines Furcalastes;

Endglied *Enp.*₄ = das Längen-Breitenverhältnis des Endgliedes vom *Enp.* des *P*₄;

Dornen = das Längenverhältnis des inneren zum äußeren der beiden Enddornen am Endglied des *Enp.* vom *P*₄;

Dorn : Glied = das Verhältnis der Länge des inneren Enddornes zur Länge des Gliedes;

Dornformel = die Anzahl der Dornen je am Endglied des Außenastes vom *P*₁—*P*₄.

Beginnen wir mit der Besprechung des Merkmales, dessen Verhalten mich, wie ich gern gestehe, am meisten überrascht hat, mit der

Dornformel: Bei den Arten der Unterfamilie der *Eucyclopinae* (Gattungen *Macrocyclops*, *Eucyclops*, *Paracyclops* und *Ectocyclops*) sind nicht nur alle Schwimmpfußäste ausnahmslos dreigliedrig, sondern es sind auch die Endglieder der Außenäste vom ersten bis vierten Fußpaar fast bei allen Arten in nahezu gleicher Weise mit Dornen bewehrt. Am ersten und vierten Schwimmpfuß zählt man deren allermeist je drei, am zweiten und dritten Fußpaar dagegen deren je vier, so daß also die Dornformel 3·4·4·3 lautet. Innerhalb der Gattung *Eucyclops* waren bis jetzt erst wenige seltene Arten (z. B. *E. indicus* KIEFER, *E. fragilis* KIEFER, auch *E. Gibsoni* BRADY) bekannt, deren Dornformel von der genannten abweicht. Bei Beginn meiner Untersuchungen der *prasinus*-Formen hatte ich der Dornbewehrung der Schwimmpfußaußenastendglieder keine Beachtung geschenkt, da ich nicht erwartet hatte, daß aus ihr etwas Besonderes gesehen werden konnte. Erst als

1-	2.	3.		4.
Fundort	Länge in μ	Furca		Endborsten
		Maße in μ	Verhältnis	
I. Pfalz, Weiher bei Nothofen	680	43 : 20	2,15 : 1	46 : 220 : 140 : 34
	720	46 : 21,5	2,14 : 1	52 : 240 : 160 : 40
	700	46 : 21,5	2,14 : 1	58 : 220 : 140 : 36
	720	44,5 : 20,5	2,17 : 1	62 : 220 : 150 : 36
	680	44,5 : 20,5	2,17 : 1	47 : 215 : 145 : 36
	680	45 : 21	2,14 : 1	50 : ? : 152 : 36
II. Konstanz, Moor- tümpel	?	46 : 20	2,3 : 1	40 : 200 : 130 : 34
III. Italien, Umgebung von Vicenza	760	51 : 21,5	2,37 : 1	45 : 265 : 180 : 45
	780	54 : 22	2,45 : 1	45 : 265 : 180 : 40
	760	46 : 20	2,3 : 1	46 : 275 : 170 : 40
	760	47 : 20	2,35 : 1	46 : 275 : 170 : 43
	760	48 : 20	2,4 : 1	46 : 265 : 165 : 43
	780	49 : 20	2,45 : 1	46 : 265 : 165 : 40
IV. Insel „Kreta“, Melidhoni	700	44 : 20	2,2 : 1	43 : 250 : 170 : 35
	740	48 : 20	2,4 : 1	50 : 273 : 185 : 40
	760	48 : 22	2,17 : 1	50 : 270 : 180 : 40
	700	46 : 20	2,3 : 1	51 : 260 : 170 : 42
	700	46 : 20	2,3 : 1	49 : 260 : 170 : 42
	720	46 : 21	2,18 : 1	50 : 260 : 170 : 42
V. Insel Kreta, Omalos-Ebene	860	52 : 23	2,26 : 1	52 : 320 : 200 : 46
	860	52 : 23	2,26 : 1	52 : 320 : 200 : 48
	800	49 : 20	2,45 : 1	52 : 315 : 195 : 42
VI. Insel Kreta, Apokorono	860	49 : 20	2,45 : 1	48 : 250 : 180 : 46
	860	49 : 21	2,33 : 1	? : 260 : 180 : 46
	880	51 : 22	2,32 : 1	48 : 270 : 190 : 48
VII. Flores, Rana Mesé	800	49 : 23	2,13 : 1	57 : 340 : 210 : 43
	740	45 : 20	2,25 : 1	51 : 340 : 205 : 37
	?	48 : 22	2,18 : 1	60 : 340 : 215 : 41
	?	46 : 23	2 : 1	57 : 320 : 215 : 40
	780	48 : 23	2,1 : 1	60 : 320 : 210 : 42
	780	48 : 22	2,18 : 1	57 : 320 : 210 : 40
VIII. Sumbawa	?	40 : 20	2 : 1	55 : 300 : 190 : 35
IX. Java, Guwa-lalai	800	43 : 19	2,26 : 1	52 : 300 : 180 : 37
	800	41 : 20	2,05 : 1	52 : 300 : 195 : 37
	820	46 : 20	2,3 : 1	52 : 300 : 195 : 35
	800	43 : 19	2,26 : 1	52 : 295 : 190 : 37
	800	43 : 20	2,15 : 1	50 : 300 : 195 : 33
	800	42 : 19	2,21 : 1	52 : 290 : 195 : 35
	800	43 : 20	2,15 : 1	52 : ? : 195 : 35

sicht A.

5. Borste: Furca		6. Endglied <i>Enp.</i> ₄		7. Dornen		8. Dorn: Glied		Dorn- formel
Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	
220:43	5,2 : 1	42,6 : 16	2,66 : 1	70:27	2,59 : 1	70:42,6	1,64 : 1	3·4·4·3
240:46	5,2 : 1	42,6 : 16	2,66 : 1	70:28	2,5 : 1	70:42,6	1,64 : 1	
220:46	4,9 : 1	42 : 17	2,47 : 1	68:29	2,34 : 1	68:42	1,62 : 1	
220:44,5	5 : 1	41 : 16	2,56 : 1	70:28	2,5 : 1	70:41	1,7 : 1	
215:44,5	4,9 : 1	41 : 16	2,56 : 1	67:27	2,48 : 1	67:41	1,63 : 1	
? : 45	? : 1	43 : 18	2,4 : 1	70:27	2,59 : 1	70:43	1,63 : 1	
200:46	4,35 : 1	37 : 16	2,31 : 1	62:26	2,38 : 1	62:37	1,68 : 1	3·4·4·3
265:51	5,2 : 1	43 : 18	2,39 : 1	69:30	2,3 : 1	69:43	1,6 : 1	3·4·4·3
265:54	5 : 1	43 : 18	2,39 : 1	72:34	2,11 : 1	72:43	1,67 : 1	
275:46	6 : 1	40 : 16	2,5 : 1	72:32	2,25 : 1	72:40	1,8 : 1	
275:47	5,85 : 1	40 : 16	2,5 : 1	74:32	2,31 : 1	74:40	1,85 : 1	
265:48	5,52 : 1	40 : 16	2,5 : 1	67:31	2,16 : 1	67:40	1,67 : 1	
265:49	5,4 : 1	43 : 17	2,53 : 1	69:31	2,22 : 1	69:43	1,6 : 1	
250:44	5,68 : 1	38 : 16	2,38 : 1	62:27	2,3 : 1	62:38	1,63 : 1	3·4·4·3
273:48	5,68 : 1	40 : 16	2,5 : 1	71:32	2,22 : 1	71:40	1,77 : 1	
270:48	5,62 : 1	40 : 16	2,5 : 1	66:29	2,27 : 1	66:40	1,65 : 1	
260:46	5,65 : 1	40 : 16	2,5 : 1	70:31	2,26 : 1	70:40	1,75 : 1	
260:46	5,65 : 1	43 : 18	2,39 : 1	67:29	2,31 : 1	67:43	1,56 : 1	
260:46	5,65 : 1	43 : 18	2,39 : 1	71:33	2,15 : 1	71:43	1,65 : 1	
320:52	6,15 : 1	45 : 18	2,5 : 1	77:37	2,08 : 1	77:45	1,71 : 1	3·4·4·3
320:52	6,15 : 1	45 : 18	2,5 : 1	77:36	2,14 : 1	77:45	1,71 : 1	
315:49	6,43 : 1	45 : 18	2,5 : 1	77:36	2,14 : 1	77:45	1,71 : 1	
250:49	5,1 : 1	43 : 17	2,53 : 1	71:36	2 : 1	71:43	1,65 : 1	3·4·4·3
260:49	5,3 : 1	40 : 18	2,22 : 1	66:32	2,06 : 1	66:40	1,65 : 1	
270:51	5,3 : 1	41 : 17	2,41 : 1	68:34	2 : 1	68:41	1,66 : 1	
340:49	6,9 : 1	43 : 17,5	2,45 : 1	74:32	2,31 : 1	74:43	1,72 : 1	3·4·4·3
340:45	7,5 : 1	38 : 15	2,53 : 1	71:31	2,22 : 1	71:38	1,86 : 1	
340:48	7 : 1	42 : 16	2,62 : 1	75:35,5	2,11 : 1	75:42	1,78 : 1	
320:46	7,9 : 1	41 : 16	2,56 : 1	74:35	2,11 : 1	74:41	1,8 : 1	
320:48	6,66 : 1	43 : 18	2,39 : 1	69:34,5	2 : 1	69:43	1,6 : 1	
320:48	6,66 : 1	40 : 17	2,35 : 1	69:34,5	2 : 1	69:40	1,72 : 1	
300:40	7,5 : 1	35 : 16	2,18 : 1	62:31	2 : 1	62:35	1,77 : 1	3·4·4·3
300:43	7 : 1	37 : 14	2,64 : 1	60:34	1,76 : 1	60:37	1,62 : 1	3·4·4·3
300:41	7,32 : 1	37 : 14	2,64 : 1	62:33	1,87 : 1	62:37	1,67 : 1	
300:46	6,52 : 1	37 : 14	2,64 : 1	66:35	1,88 : 1	66:37	1,78 : 1	
295:43	6,86 : 1	40 : 15	2,66 : 1	62:34	1,82 : 1	62:40	1,55 : 1	
300:43	7 : 1	37 : 14	2,64 : 1	62:34	1,82 : 1	62:37	1,67 : 1	
290:42	6,9 : 1	40 : 15	2,66 : 1	63:37	1,7 : 1	63:40	1,56 : 1	
? : 43	? : 1	37 : 14	2,64 : 1	60:37	1,62 : 1	60:37	1,62 : 1	

1. Fundort	2. Länge in μ	3. Furca		4. Endborsten
		Maße in μ	Verhältnis	
X. New Jersey, Nymphaea Pond	500	33 : 12	2,75 : 1	22 : 150 : ? : 20
	500	33 : 12	2,75 : 1	22 : ? : 105 : 20
	480	34 : 13	2,83 : 1	23 : 150 : 105 : 20
	500	34 : 13	2,83 : 1	22 : 150 : 100 : 18
	500	34 : 14	2,43 : 1	22 : 145 : 95 : 18
	480	34 : 13	2,83 : 1	20 : 140 : 95 : 19
XI. Uruguay, La Plata	720	35 : 20	1,75 : 1	43 : 163 : 132 : 34
	720	35 : 20	1,75 : 1	51 : 163 : 132 : 37
	780	36 : 19	1,89 : 1	43 : 170 : 140 : 34
	780	37 : 20	1,85 : 1	40 : 168 : 141 : 34
	720	37 : 20	1,85 : 1	43 : 168 : 131 : 34
	720	37 : 20	1,85 : 1	40 : 168 : 140 : 35
XII. New Jersey, weeds in pond "	680	55 : 14	3,92 : 1	34 : 200 : 140 : 29
	660	55 : 14	3,92 : 1	34 : 200 : 140 : 28
	640	52 : 14	3,71 : 1	34 : 200 : 140 : 28
	640	46 : 12	3,7 : 1	28 : 160 : 130 : 22
	700	52 : 14	3,71 : 1	34 : 200 : 140 : 29
	660	54 : 14	3,71 : 1	34 : 180 : 130 : 28
	660	55 : 14	3,92 : 1	34 : 190 : 135 : 28
XIII. New Jersey, Beaver Dam	600	50 : 12	4,10 : 1	? : 180 : 131 : ?
	600	49 : 12	4,08 : 1	31 : 175 : 135 : 21
	620	48 : 12	4 : 1	32 : 170 : 135 : 21
	620	49 : 12	4,08 : 1	31 : 160 : 120 : 21
XIV. Madagaskar, Reis- feld bei der Haupt- stadt	620	36 : 18	2 : 1	26 : 235 : 136 : 29
	640	34 : 17	2 : 1	29 : 225 : 136 : 29
	660	37 : 17	2,17 : 1	29 : 220 : 130 : 29
	700	40 : 17	2,35 : 1	29 : 240 : 140 : 29
	660	40 : 17	2,35 : 1	26 : 240 : 140 : 29
	660	40 : 18	2,22 : 1	26 : 240 : 140 : 29
	700	? : ?	? : ?	? : ? : ? : ?
XV. Südafrika, Pondoland	?	39 : 17	2,3 : 1	29 : 225 : 140 : 31
	660	42 : 17	2,47 : 1	29 : 250 : 160 : 31
	640	34 : 16	2,12 : 1	21 : 210 : 130 : 28
XVI. D.-O.-Afrika	?	42 : 17	2,47 : 1	? : 225 : 140 : 31
XVII. Java, Diengplateau	600	37 : 16	2,31 : 1	34 : 250 : 140 : 34
	580	37 : 17	2,17 : 1	29 : 230 : 140 : 31
	580	34 : 16	2,12 : 1	29 : 230 : 140 : 32

A (Fortsetzung).

5. Borste: Furca		6. Endglied <i>Enp.</i> ₄		7. Dornen		8. Dorn: Glied		Dorn- formel
Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	
150 : 33	4,54 : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 20	2,75 : 1	55 : 27,5	2 : 1	3.4.4.3
? : 33	? : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 20	2,75 : 1	55 : 27,5	2 : 1	
150 : 34	4,41 : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 20	2,75 : 1	55 : 27,5	2 : 1	
150 : 34	4,41 : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 20	2,75 : 1	55 : 27,5	2 : 1	
145 : 34	4,26 : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 21	2,62 : 1	55 : 27,5	2 : 1	
140 : 34	4,12 : 1	27,5 : 11	2,5 : 1	55 : 21	2,62 : 1	55 : 27,5	2 : 1	
163 : 35	4,65 : 1	35 : 14	2,5 : 1	80 : 35	2,3 : 1	80 : 35	2,3 : 1	3.4.4.3
163 : 35	4,65 : 1	34 : 14	2,43 : 1	80 : 35	2,3 : 1	80 : 34	2,35 : 1	
170 : 36	4,72 : 1	35 : 15	2,33 : 1	81 : ?	? : 1	81 : 35	2,31 : 1	
168 : 37	4,54 : 1	34 : 14	2,43 : 1	78 : 28	2,78 : 1	78 : 34	2,3 : 1	
168 : 37	4,54 : 1	34 : 14	2,43 : 1	81 : 29	2,75 : 1	81 : 34	2,38 : 1	
168 : 37	4,54 : 1	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	
200 : 58	3,64 : 1	40 : 16	2,5 : 1	62 : 25	2,48 : 1	62 : 40	1,55 : 1	3.4.4.3
200 : 55	3,64 : 1	40 : 15	2,66 : 1	69 : 25	2,76 : 1	69 : 40	1,73 : 1	
200 : 52	3,84 : 1	36 : 14	2,57 : 1	63 : 25	2,52 : 1	63 : 36	1,75 : 1	
160 : 46	3,48 : 1	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	? : ?	
200 : 52	3,84 : 1	35 : 14	2,5 : 1	63 : 25	2,52 : 1	63 : 35	1,8 : 1	
180 : 54	3,33 : 1	35 : 15	2,33 : 1	60 : 23	2,61 : 1	60 : 35	1,71 : 1	
190 : 55	3,45 : 1	35 : 14	2,5 : 1	63 : 25	2,52 : 1	63 : 35	1,8 : 1	3.4.4.3
180 : 50	3,6 : 1	32 : 14	2,28 : 1	73 : 27	2,7 : 1	73 : 32	2,28 : 1	
175 : 49	3,77 : 1	30 : 14	2,14 : 1	65 : 24	2,7 : 1	65 : 30	2,16 : 1	
170 : 48	3,54 : 1	31 : 14	2,21 : 1	73 : ?	? : 1	73 : 31	2,35 : 1	
160 : 49	3,26 : 1	32 : 14	2,28 : 1	73 : ?	? : 1	73 : 32	2,28 : 1	
235 : 36	6,53 : 1	34 : 12,5	2,74 : 1	78 : 32	2,44 : 1	78 : 34	2,29 : 1	3.4.3.3
225 : 34	6,62 : 1	32 : 13	2,46 : 1	78 : 32	2,44 : 1	78 : 32	2,44 : 1	
220 : 37	6 : 1	32 : 13	2,46 : 1	75 : 35	2,14 : 1	75 : 32	2,34 : 1	
240 : 40	6 : 1	33 : 13	2,54 : 1	80 : 37	2,16 : 1	80 : 33	2,42 : 1	
240 : 46	6 : 1	32 : 13	2,46 : 1	75 : 29	2,58 : 1	75 : 32	2,34 : 1	
240 : 40	6 : 1	29 : 12	2,42 : 1	80 : 33	2,42 : 1	80 : 29	2,74 : 1	
? : ?	? : ?	33 : 11	3 : 1	80 : 33	2,42 : 1	80 : 33	2,42 : 1	3.4.3.3
225 : 39	5,77 : 1	30 : 14,5	2,07 : 1	78 : 31	2,51 : 1	78 : 30	2,6 : 1	
250 : 42	5,95 : 1	30 : 13	2,31 : 1	75 : ?	? : 1	75 : 30	2,5 : 1	
210 : 34	6,18 : 1	30 : 13	2,31 : 1	82 : ?	? : 1	82 : 30	2,73 : 1	3.4.3.3
235 : 42	5,36 : 1	29 : 14,5	2 : 1	77 : 28	2,75 : 1	77 : 29	2,65 : 1	
250 : 37	6,8 : 1	26 : 13,5	2 : 1	63 : ?	? : 1	63 : 26	2,42 : 1	3.4.3.3
230 : 37	6,2 : 1	28 : 13	2,15 : 1	66 : 32	2,06 : 1	66 : 28	2,35 : 1	
230 : 34	6,79 : 1	28 : 13	2,15 : 1	71 : 34	2,08 : 1	71 : 28	2,53 : 1	

1. Fundort	2. Länge in μ	3. Furca		4. Endborsten
		Maße in μ	Verhältnis	
XVIII. Java, Tjibodas	600	35 : 16	2,19 : 1	35 : 240 : 135 : 30
	580	34 : 17	2 : 1	29 : 235 : 130 : 29
	580	35 : 16	2,19 : 1	35 : 240 : 135 : 28
	600	37 : 16	2,31 : 1	34 : 240 : 135 : 29
	580	34 : 15	2,26 : 1	? : 240 : 135 : 29
	580	34 : 15	2 26 : 1	29 : 240 : 120 : 29
XIX. Flores, Rana Mesé	520	32 : 16	2 : 1	18 : 230 : 140 : 27
XX. Guatemala, Lago Peten	400	23 : 11	2,09 : 1	22 : 106 : 79 : 18
	410	25 : 12	2,08 : 1	22 : 106 : 78 : 18
	400	23 : 11	2,09 : 1	22 : 106 : 75 : 18
	420	23 : 11	2,09 : 1	23 : 102 : 72 : 18
	420	24 : 12	2 : 1	22 : 110 : 78 : 17
	380	23 : 11	2,09 : 1	22 : 106 : 78 : 17

mir nahezu am Schluß meiner Arbeit an einem Tierchen aufgefallen war, daß das Endglied des *Exp.* seines P_4 nur drei Dornen statt vier trug, stellte ich die Dornformeln aller bereits gemessenen Tiere fest und erhielt, ohne eine Ausnahme beobachten zu können, folgendes Ergebnis:

Innerhalb der *prasinus*-Gruppe sind zwei verschiedene Dornformeln vorhanden; die eine lautet $3 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 3$, die andere $3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 3$. Der Unterschied ist also am dritten Beinpaar ausgeprägt.

KOZMINSKI (1927) hat für ähnliche Verhältnisse bei der *strenuus*-Gruppe der Gattung *Cyclops* die Ausdrücke »Bini« und »Terni« eingeführt. In Anlehnung daran nenne ich die erste der beiden *prasinus*-Gruppen der Kürze halber »Quaterni« (= je vier), die andere »Terni« (= je drei).

Endglied des *Enp.* vom P_4 : Es ist 2—2,5mal so lang wie breit. Nur bei einem einzigen Tierchen wurde das Verhältnis 3 : 1 beobachtet. Bei den »Quaterni« ist ein Verhältnis von etwa 2,3 : 1—2,5 : 1 am häufigsten; bei den »Terni« dagegen ein solches von 2 : 1 oder wenig mehr.

Enddornen des *Enp.* vom P_4 : Die beiden Enddornen sind in allen Fällen stark längenverschieden. In beiden Dorngruppen können als das durchschnittliche Verhältnis des längeren zum kürzeren Dorn die Zahlen 2,3—2,5 : 1 angesehen werden. Doch gibt es hiervon etliche erhebliche Abweichungen. Soweit sie bei Tieren vom gleichen Fundort

A (Fortsetzung).

5.		6.		7.		8.		Dorn- formel
Borste : Furca		Endglied <i>Enp.</i> ₄		Dornen		Dorn : Glied		
Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	Maße in μ	Verhält- nis	
240 : 35	6,85 : 1	29 : 14,5	2 : 1	72 : 33	2,18 : 1	72 : 29	2,5 : 1	3·4·3·3
235 : 34	6,91 : 1	26 : 13	2 : 1	69 : 30	2,3 : 1	69 : 26	2,65 : 1	
240 : 35	6,85 : 1	26 : 13	2 : 1	69 : 31	2,22 : 1	69 : 26	2,65 : 1	
240 : 37	6,48 : 1	27 : 13	2,07 : 1	71 : 32	2,22 : 1	71 : 27	2,63 : 1	
240 : 34	7,06 : 1	25 : 12	2,08 : 1	65 : 29	2,24 : 1	65 : 25	2,6 : 1	
240 : 34	7,06 : 1	27 : 12	2,25 : 1	71 : 29	2,44 : 1	71 : 27	2,63 : 1	
230 : 32	7,2 : 1	25 : 12,5	2 : 1	62 : 26	2,39 : 1	62 : 25	2,48 : 1	3·4·3·3
106 : 23	4,6 : 1	22 : 11	2 : 1	47 : 12	3,91 : 1	47 : 22	2,13 : 1	3·4·3·3
106 : 25	4,24 : 1	22 : 11	2 : 1	45 : 11	4,1 : 1	45 : 22	2,04 : 1	
106 : 23	4,6 : 1	22 : 11	2 : 1	43 : 11	3,91 : 1	43 : 22	1,95 : 1	
102 : 23	4,83 : 1	22 : 11	2 : 1	45 : 11	4,1 : 1	45 : 22	2,04 : 1	
110 : 23	4,58 : 1	22 : 11	2 : 1	45 : 12	3,75 : 1	45 : 22	2,04 : 1	
106 : 23	4,6 : 1	18 : 9	2 : 1	40 : 10	4 : 1	40 : 18	2,2 : 1	

erscheinen, möchte ich sie zum Teil auf Ungenauigkeit der Messungen zurückführen, die durch die Schwierigkeit im Erkennen des äußeren Dornes bedingt sind (vgl. oben!). In anderen Fällen sind jedoch gruppenweise größere Abweichungen vom angegebenen Durchschnittsverhältnis zu verzeichnen; so bei den javanischen Tieren von der »Guwa-lalai« (A IX), bei denen das Verhältnis etwa 1,75 : 1 ist, oder am auffallendsten bei den Tieren aus Guatemala (A XX), bei denen der äußere Dorn nur rund $\frac{1}{4}$ der Länge des inneren erreicht. Diese Verhältnisse, die bei den betreffenden Gruppen als recht konstant gefunden wurden, müssen als wirklich vorhanden betrachtet werden und auf eine andere, noch unbekannte Ursache zurückgehen.

Das Verhältnis Dorn : Glied: Die Zahlen dieses Verhältnisses bilden zwei Hauptgruppen. In der einen ist der Dorn weniger als doppelt so lang wie das Glied, das durchschnittliche Verhältnis ist 1,6 bis 1,7 : 1, in der anderen Gruppe dagegen ist der Dorn im Vergleich zum Glied länger, im Mittel etwa 2,5mal so lang. Die Zahlen verschiedener Tiere bilden jedoch gewissermaßen »Übergänge« zwischen diesen beiden Hauptverhältnissen (Übersicht A X und A XX).

Furcaläste: Die Furcaläste müssen bei den allermeisten der untersuchten Tiere als »kurz« bezeichnet werden. Ein Ast ist am häufigsten 2,15—2,4mal so lang wie breit. Die auffallendsten Abweichungen von

diesen Verhältnissen wurden, wenn man von den Zahlen, die sich zwischen 2—2,15 : 1 halten, absieht, bei den Exemplaren der Übersicht A XI (1,8 : 1), der Übersicht A X (2,75 : 1), insbesondere aber der Übersicht A XII und A XIII beobachtet; bei diesen letzten sind die Furcaläste bei einem Längen-Breitenverhältnis von 3,7—4 : 1 schon »schlank« zu nennen.

Endborsten: Die gegenseitigen Verhältnisse der vier Endborsten habe ich nicht auf einfache Zahlen umgerechnet; das scheint mir vorerst noch nicht wichtig zu sein. Die innerste und äußerste Borste (diese ist eigentlich ein Stachel oder Dorn) sind sehr kurz und nur wenig längenverschieden. Meist ist die innerste ein bißchen länger als die äußerste, bisweilen aber auch nur ebenso lang wie diese. Größere Aufmerksamkeit wurde indes dem

Verhältnis der längsten Furcalborste zur Länge eines Furcalastes geschenkt. Denn ich hatte zuvor angenommen, daß dieses Verhältnis systematisch von Wert sei (vgl. KIEFER 1930 b). Es hat sich nun aber gezeigt, daß dieses Verhältnis bei Tieren vom gleichen Fundort zwar als recht konstant anzusehen ist, daß es aber, wenn man die verschiedenen Fundorte miteinander vergleicht, in sehr weiten Grenzen schwankt. Das Verhältnis von rund 3,5 : 1 (Übersicht A XII und XIII) war das kleinste, ein solches von 6,5—7 : 1 (verschiedene Fundorte) das größte, das von mir gemessen worden ist.

Körperlänge: Daß diese Größe nicht bei allen Tieren ganz einwandfrei zu ermitteln war, wurde schon oben gesagt. Dennoch kann festgestellt werden, daß die Größen von Tieren desselben Fundortes recht gut miteinander übereinstimmen. Es lassen sich im ganzen sogar zwei Gruppen unterscheiden. Bei den Exemplaren der einen Gruppe mißt der Körper etwa 700—900 μ , bei denen der anderen nur rund 500—700 μ . Es ist bemerkenswert, worauf hier schon hingewiesen werden darf, daß diese beiden Gruppen etwa mit den »Quaterni« bzw. den »Terni« identisch sind. Die kleinsten Tierchen lagen aus Guatemala vor, sie maßen nur 400 μ .

Die Ergebnisse in qualitativer Hinsicht.

Die Messungen an den mir zur Verfügung stehenden Tieren der Untergattung *Tropocyclops* haben also in quantitativer Hinsicht ergeben, daß Körpergröße und die Verhältnisse der anderen berücksichtigten Merkmale lange nicht bei allen Exemplaren befriedigend miteinander übereinstimmen, sondern zum Teil sehr erhebliche Abweichungen voneinander aufweisen. Es erhebt sich nun die Frage, ob und in welcher

Weise sich die gewonnenen Zahlenergebnisse qualitativ verwerten lassen, das heißt hier, ob es möglich ist, danach eine systematische Gliederung der *prasinus*-Gruppe durchzuführen.

Bei aufmerksamer Durchsicht der oben wiedergegebenen 20 Zahlenübersichten können drei, wie mir scheint, wichtige Tatsachen festgestellt werden:

1. Körpergröße sowohl als auch die Maße und Verhältnisse der in Betracht gezogenen Körperteile, Gliedmaßen und Anhänge schwanken bei erwachsenen Tieren vom gleichen Fundort nur in engen Grenzen. Ein reichlicheres Material, als es mir zur Verfügung stand, hätte diese Tatsache meines Erachtens nicht erschüttern, sondern wohl eher noch deutlicher zeigen können. Es ist auch zu bedenken, daß ich in den wenigen Fällen, in denen mehr Tiere vorhanden waren, die zu untersuchenden selbstverständlich wahllos aus der Probe herausgenommen habe, nur darauf achtend, daß sie in möglichst gutem Zustand waren.

2. Diese Übereinstimmung der Zahlen reicht aber vielfach über die Tiere ein und desselben Fundortes hinaus und umfaßt auch solche anderer, weit entfernt liegender Vorkommnisse.

3. Daneben stehen nun aber fast unvermittelt solche Zahlengruppen, die sich von den übrigen durch irgendeine oder gar mehrere, wieder ziemlich konstant erscheinende Abweichungen unterscheiden.

Diese Tatsachen berechtigen, wie ich glaube, trotz der für eine variationsstatistische Untersuchung viel zu geringen Anzahl von Messungen und Berechnungen, die gewonnenen Maße qualitativ auszuwerten.

Unter den untersuchten Merkmalen ist nur eines, das die geringsten Schwankungen, die möglich erscheinen, aufweist: Die Bewehrung des Endgliedes vom *Enp.* des P_3 , die außer den fünf Fiederborsten teils aus vier, teils aus nur drei Dornen besteht. Diese beiden Bedornungsgruppen kommen, worauf oben schon hingewiesen worden ist, nun aber nicht bunt durcheinandergemischt am gleichen Fundort vor, sondern es ist nach den von mir bis jetzt gemachten Feststellungen ausnahmslos so, daß die Tiere einer Population entweder alle der einen oder aber alle der anderen Gruppe angehören. Es fragt sich nun nur, ob diese äußere Erscheinung von einer tieferen Ursache bewirkt ist, mit anderen Worten, was von der Brauchbarkeit der Dornformel für die systematische Gliederung der *prasinus*-Gruppe zu halten ist.

Über den Wert der Dornformel für die Systematik der Cyclopiden im allgemeinen sind die verschiedenen Copepodenforscher nicht einerlei Meinung. Dafür zwei Beispiele aus der neuesten Literatur:

LOWNDES (1927) beschäftigte sich eingehend mit der Dornformel von *Cyclops americanus*, *Cyclops lacunae*, *Pachycyclops annulicornis* sowie *Pachycyclops signatus*. Während er bei den beiden Cyclopen in seinen Zuchtversuchen eine erhebliche Veränderlichkeit der Dornformel und eine Durchmischung verschiedener Formelgruppen beobachten konnte, waren bei den beiden *Pachycyclops*-Arten (= *Macrocyclops albidus* und *M. fuscus*) keine derartigen Feststellungen zu machen. LOWNDES kam daher zu dem Schluß, »that the spine-formula in certain species of *Cyclops* is not sufficiently constant to be of importance as a specific characteristic« (a. a. O. S. 176).

KOZMINSKI (1927) hat, wie bereits oben erwähnt, die Variabilität der Cyclopiden aus der *strenuus*-Gruppe auf Grund von quantitativen Untersuchungen studiert. Er hat zwar ebenfalls erkannt, daß die Bedornung der Schwimmbeine des *Cyclops furcifer* CLAUS (mit diesem ist nämlich der LOWNDESSche *Cyclops lacunae* identisch) »sehr veränderlich« ist. Andererseits aber wird von vier *strenuus*-Formen, die dem KOZMINSKischen »Typus Terni« zugehören, ausdrücklich festgestellt, daß davon »kein einziges Exemplar von der Formel des Typus Bini oder des gemischten Typus« beobachtet werden konnte. Und darum verwendet KOZMINSKI die Dornformel, die in der *strenuus*-Gruppe (rein ausgebildet) entweder $2 \cdot 3 \cdot 3 \cdot 3$ oder $3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 3$ lautet, systematisch, d. h. zur Kennzeichnung der verschiedenen, sich allerdings auch noch in anderen Merkmalen unterscheidenden Formen.

LOWNDES sowohl als auch KOZMINSKI haben also bei ihren gewissenhaften Untersuchungen verschiedener Cyclopidenarten teils eine erhebliche Veränderlichkeit, teils aber auch eine große Beständigkeit der Dornformeln feststellen können. In der Bewertung dieser Tatsachen gehen die beiden Forscher jedoch nicht einig. LOWNDES hält, wie es scheint, die Dornformel für systematisch minderwertig; KOZMINSKI hingegen verwendet sie, wo es angängig erscheint, mit zur Kennzeichnung der Arten.

Über die vermutliche Ursache der Konstanz oder Variabilität der Dornformeln sprechen sich die beiden Forscher nicht ausführlich aus. Sie scheinen beide in erster Linie »ökologische Bedingungen« dafür verantwortlich zu machen. Daß solche nicht nur auf die Lebensweise, sondern auch auf den Körperbau unserer Tiere verändernd einzuwirken vermögen, soll, wenn darüber auch noch keine planmäßigen Untersu-

chungen vorliegen, nicht bestritten werden. Aber es erhebt sich doch gleich die Frage, warum sich von eurytopen Arten einige bezüglich der Dornformel in einem labileren, andere dagegen in einem stabileren Gleichgewicht befinden. Mir scheint, darauf könne von der Entwicklungs-, genauer gesagt von der Stammesgeschichte der Cyclopiden her eine verständliche Antwort zu geben versucht werden.

Die Süßwassercyclopiden gehören bekanntlich zwei verschiedenen Unterfamilien an, den *Eucyclopinae* und den *Cyclopinae*, die zugleich zwei verschiedene Entwicklungsäste des Cyclopidenstammbaumes darstellen. Die *Eucyclopinae* werden ihrer morphologischen Merkmale wegen als stammesgeschichtlich noch ursprünglicher angesehen. Die Weiterentwicklung bekundet sich bei ihnen hauptsächlich in Modifikation vorhandener oder sogar neu erworbener Merkmale. Bei den *Cyclopinae* sind Neuerwerbungen wenig zu erkennen, die Fortentwicklung äußert sich außer in Modifikation vor allem in Reduktion. Wie ich (1928) aber früher darzulegen versucht habe, setzen gerade die Dornen der Gliedmaßen der Verkümmierung einen großen Widerstand entgegen. Daß nun dieser Widerstand innerhalb der Unterfamilie der *Eucyclopinae*, die ja sowieso nur wenig von der Reduktion erfaßt sind, größer sein wird als bei den *Cyclopinae*, erscheint annehmbar.

Darauf ist es nach meinem Dafürhalten hauptsächlich zurückzuführen, daß LOWNDES bei den beiden *Macrocyclops*-Arten vergeblich nach Veränderlichkeit der Dornformel gesucht hat. Auch Änderungen der ökologischen Bedingungen werden diese Arten wohl nicht so leicht aus dem Gleichgewicht bringen können. Das gleiche scheint für die allermeisten anderen *Eucyclopinae* zu gelten. Denn mit ganz wenigen Ausnahmen haben alle hierher gehörenden Arten dieselbe Anzahl von Borsten und Dornen an den Gliedern ihrer Schwimmpfüße; die Dornformel lautet fast ausnahmslos $3 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 3$ (vgl. oben!).

Anders bei den *Cyclopinae*! Hier besitzen zwar auch noch verschiedene Arten als »altertümliches« Merkmal eine starke Beborstung und Bedornung ihrer Schwimmpfüßglieder. Es sind dies Vertreter der Untergattungen *Cyclops* (= *strenuus*-Gruppe) und *Acanthocyclops* (= *vernalis*-Gruppe) mit den Dornformeln $3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 3$ bzw. $3 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4$. Im Vergleich zur Gesamtartenzahl der *Cyclopinae* sind es aber doch nur noch einzelne Formen, die an einem oder einigen Fußpaaren außer den Borsten noch je vier Dornen tragen. Bei der überwiegenden Mehrheit ist die Dornzahl bereits reduziert auf $2 \cdot 3 \cdot 3 \cdot 3$ oder auf eine noch geringere Anzahl.

Es ist nun bemerkenswert, daß die Tiere, bei denen LOWNDES und KOZMINSKI eine beträchtliche Veränderlichkeit der Dornformel feststellen mußten, in die beiden eben genannten Untergattungen *Cyclops* s. str. und *Acanthocyclops* gehören. Man kann sich also vorstellen, daß die Entwicklungstendenz, die auf eine Verringerung der Dornenzahl hinzielt, doch auch schon bei denjenigen Arten der *Cyclopinae*, die sich bis jetzt noch verschiedene, sonst nur noch bei den *Eucyclopinae* vorhandene »altertümliche« Merkmale haben bewahren können, wirksam ist, um sie auf den gleichen Stand zu bringen, auf dem schon die Mehrheit der *Cyclopinae* angelangt ist.

Nach dieser Auffassung wäre also die Veränderlichkeit der Dornformel gerade bei einigen Arten der *strenuus*- und der *vernalis*-Gruppe nicht in erster Linie eine Reaktion auf veränderte ökologische Bedingungen, sondern man müßte sie auffassen als die Wirkung der allgemein innerhalb der *Cyclopinae* herrschenden Entwicklungstendenz, von der die fraglichen Arten als letzte ihrer Gruppe nun auch ergriffen sind.

Doch bevor nicht neue, planmäßig durchgeführte Versuche über das Verhalten der Dornformeln auch bei anderen als den genannten Arten vorliegen, ist es müßig, sich über die eben aufgeworfenen Fragen weiter zu verbreitern. Kommen wir deshalb auf unsere Ausgangsfrage zurück: Welchen Wert besitzt die Dornformel für die Systematik der *prasinus*-Gruppe? Nach dem, was oben ausgeführt worden ist, glaube ich sagen zu dürfen, daß schon der Dornformel allein bei den *Eucyclopinae* im allgemeinen wie bei den *prasinus*-Ähnlichen im besonderen ein unvergleichlich höherer systematischer Wert beizumessen ist als bei den Arten der *strenuus*- und der *vernalis*-Gruppe. Erhöht wird dieser Wert meines Erachtens nun aber noch dadurch, daß innerhalb der Untergattung *Tropocyclops* in Verbindung mit einer der beiden Dornformeln auch noch andere Merkmale in, ich will gleich einmal sagen, »spezifischer« Weise ausgebildet sind.

So entsprechen ganz im allgemeinen in der einen Gruppe (»Quaterni«) der Dornformel $3 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 3$ eine bedeutendere Körpergröße (700 bis 900 μ), ein Endglied des *Enp.* vom P_4 , das durchschnittlich zweiundeinhalbmal so lang ist wie breit, ein Längenverhältnis des inneren Enddornes am Endglied des *Enp.* P_4 zum Gliede selbst von etwa 1,7—1,8 : 1.

Dagegen sind in der anderen Gruppe (»Terni«) mit der Dornformel $3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 3$ im allgemeinen verbunden: geringere Körpergröße (500—700 μ), ein kürzeres Endglied des *Enp.* vom P_4 sowie ein relativ bedeutend längerer innerer Enddorn an diesem Endgliede.

Es scheint nun noch hinzuzukommen, daß die beiden Gruppen auch in ihrer geographischen Verbreitung nicht ganz miteinander übereinstimmen, wenigstens soweit es aus der Bearbeitung der zwanzig in vier Erdteilen liegenden Fundorte hervorgeht. Danach ist die Gruppe »Terni« bis jetzt ausschließlich aus tropischen Gewässern bekannt, die Gruppe »Quaterni« hingegen vorwiegend aus höheren Breiten.

Betrachten wir die verschiedenen Verhältnisse einmal näher! Die »Art« *prasinus* habe ich schon früher (KIEFER 1928) von den übrigen *Eucyclops*-Arten, der sogenannten *serrulatus*-Gruppe, abgetrennt und in eine eigene

Untergattung *Tropocyclops*

gestellt. Diese läßt sich heute folgendermaßen kennzeichnen:

Kleine bis kleinste (900—400 μ lange) Tierchen von meist lauchgrüner Farbe. Die Furcaläste sind kurz, durchschnittlich nur $2\frac{1}{2}$ -, höchstens 4mal so lang wie breit; ihr Außenrand hat keine Dörnchenreihe (Säge). Die zwölfgliedrigen Vorderantennen sind sehr lang, sie reichen zurückgeschlagen mindestens bis zur Mitte des 3. Thoraxsegmentes, sind jedoch meist noch länger und können bis zum Genitalsegment reichen. Am Endglied des Innenastes vom vierten Schwimmfußpaar ist der innere Enddorn im Vergleich zur Länge des Gliedes stark gestreckt, mindestens 1,6mal, aber auch bis 2,8mal so lang wie das Glied. Der innerste Anhang des rudimentären Füßchens ist ein langer, schlanker Stachel. Das Receptaculum seminis hat eine ganz eigenartige Form. »Es lassen sich an diesem Organe zwei deutlich gesonderte Abschnitte erkennen, welche durch die stützende Chitinspange (der Grenze der früher selbständigen beiden Segmente) getrennt sind. Der obere Abschnitt besteht aus einem mittleren, in der Richtung der Längsachse verlaufenden Kanale, der sich in zwei ebenso starke Seitenkanäle fortsetzt. Dieselben sind S-förmig gebogen und an ihren freien Enden etwas angeschwollen. Der Längskanal kommuniziert mit dem unteren Abschnitte, welcher aus zwei schräg nach außen und unten gerichteten Säcken besteht, die in ihrem oberen Teile, unmittelbar unter der Chitinspange, durch einen schmalen Gang in Verbindung stehen und sich seitlich in die Samenausführungsgänge fortsetzen. In der Mitte des verbindenden Ganges befindet sich der Porus, an welchen die beiden Spermatophoren angeklebt sind. Die Säcke, welche besonders in der Seitenlage des Tieres deutlich zu erkennen sind, werden von einer breiten hyalinen Zone umgeben« (SCHMEIL 1892, S. 155).

Typus der Untergattung ist *Eucyclops* (*Tropocyclops*) *prasinus* (FISCHER).

Die Formen der Untergattung *Tropocyclops*.

Wie oben schon kurz angedeutet, lassen sich die bis jetzt bekannten *Tropocyclops*-Formen nach der Dornformel und nach einigen anderen Merkmalen in verschiedene Gruppen einteilen:

a) Quaterni: Die Dornformel lautet 3.4.4.3 (Übersicht A I—XIII).

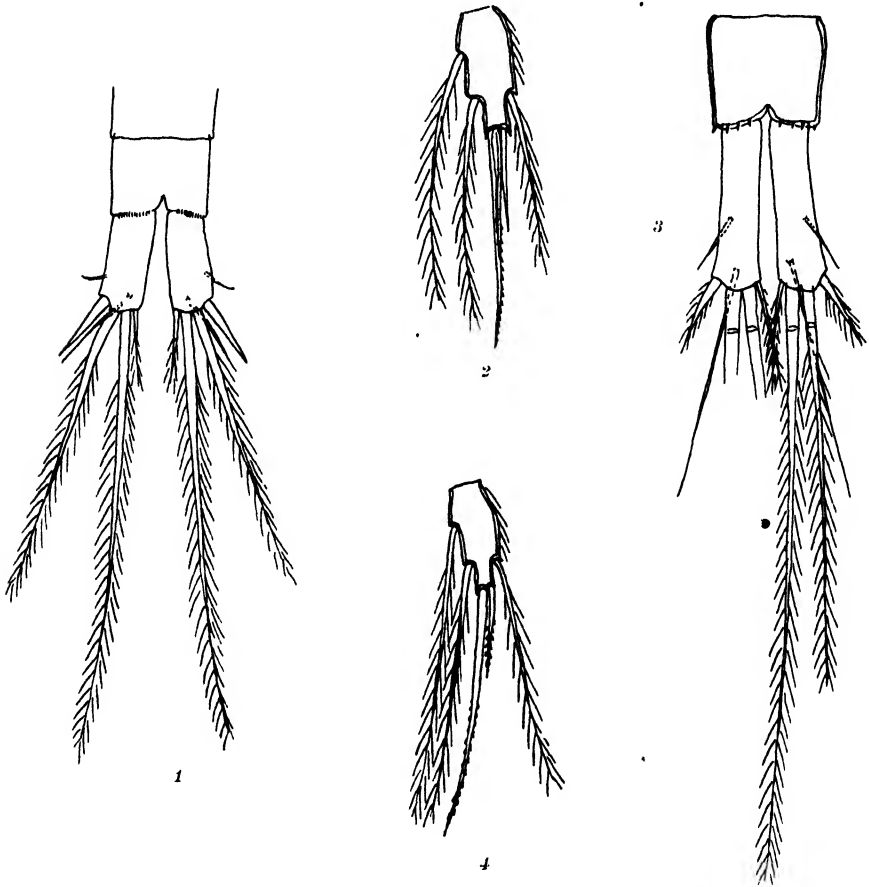
Die meinen Untersuchungen zugrunde liegenden Tiere von 13 verschiedenen Fundorten lassen sich jedoch nach anderen Merkmalen in weitere Untergruppen gliedern.

1. *Eucyclops* (T.) *prasinus* (FISCHER) (Übersicht A I—VIII, Abb. 1 und 2). FISCHER hat seinen *Cyclops* »*prasinus*« schon im Jahre 1860 beschrieben (FISCHER 1860). Man kann also nicht erwarten, daß in seiner Kennzeichnung die Merkmale mitverwendet sind, die wir heute für die Unterscheidung der Formen benötigen. Auch die beigegebenen Abbildungen lassen nur erkennen, daß dem Autor wirklich eine unserer »*prasinus*«-Formen vorgelegen war; aber natürlich ist es unmöglich, zu sagen, welche. So müßte denn, streng genommen, der FISCHERSche »*prasinus*« heute von der Liste der sicheren Arten gestrichen werden. Darüber hinweg könnte uns auch die Tatsache nicht helfen, daß dieser Name schon jahrzehntelang im Gebrauch und darum gut eingebürgert ist. Denn auch keiner der Forscher, die nach FISCHER die Art »*prasinus*« wieder beschrieben haben, sagt etwas über die Beschaffenheit der uns jetzt wichtig erscheinenden Merkmale. Wenn nun aber auch der unmittelbare Beweis, welche meiner *Tropocyclops*-Formen der ursprüngliche FISCHERSche *prasinus* entspricht, nicht mehr zu erbringen ist, so kann man das meines Erachtens auf anderem Wege einigermaßen befriedigend feststellen.

Die FISCHERSchen Tiere stammten von der Insel Madeira und aus der Umgebung von Baden-Baden, also von einem südlichen und einem süddeutschen Fundort. In Süddeutschland, wie vielleicht in Europa überhaupt, scheint nun aber nur jener durch die Zahlen der Übersicht A I bis VIII gekennzeichnete *Tropocyclops* vorzukommen. Es wird daher angenommen werden können, daß FISCHER wenigstens in der Baden-Badener Gegend ebenfalls eine derartige Form gefunden hatte, und wir sind wohl berechtigt, die fraglichen Tiere als *Eucyclops* (*Tropocyclops*) *prasinus* (FISCHER) zu bezeichnen. Damit dürfen wir vorläufig noch den »*Cyclops prasinus*« anderer Autoren, soweit deren Tiere aus Europa stammten, als vermutlich identisch betrachten.

Dieser *Eucyclops prasinus* (s. str.) besitzt nun folgende kennzeichnenden Merkmale:

Der Körper mißt etwa 700—900 μ . Die Furcaläste sind 2—2,5 mal, durchschnittlich 2,2—2,3 mal, so lang wie breit. Die längste Endborste ist $4\frac{1}{2}$ —7 mal, meist 5—6 mal so lang wie ein Furcalast (Abb. 1). Das Endglied des Innenastes vom P_4 ist über doppelt so lang wie breit (Verhältnis 2,3—2,6, durchschnittlich 2,4—2,5:1). Von den beiden



Eucyclops prasinus (s. str.). 1 Analsegment und Furca, ventral. 2 Endglied des Enp_4 .
Eucyclops extensus n. sp. 3 Analsegment und Furca, ventral. 4 Endglied des Enp_4 der
forma longispina.

Enddornen dieses Gliedes ist der innere mindestens doppelt so lang wie der äußere, meist aber noch länger (Verhältnis rund 2,2—2,3:1). Die Länge des inneren Dornes beträgt nicht das Doppelte der Gliedlänge (Verhältnis ungefähr 1,7—1,8:1) (Abb. 2).

2. *Eucyclops* (*T.*) *prasinus forma guwana* (nov.) (Übersicht A IX). Vom eben gekennzeichneten typischen *prasinus* unterscheiden sich die Tiere aus der javanischen »Guwa-lalai« durch verhältnismäßig längeren

äußeren Enddorn am Endglied des Innenastes vom P_4 . Der innere der beiden Dornen verhält sich nämlich zum äußeren nur etwa wie 1,8 : 1.

3. *Eucyclops prasinus jerseyensis* nov. subsp. (Übersicht A X). Unterschiede gegenüber typischem *prasinus* sind: Geringere Körpergröße (rund 500 μ), etwas gestrecktere Furcaläste (2,7—2,8mal so lang wie breit), kürzerer äußerer Enddorn am Endglied des Innenastes vom P_4 (Verhältnis der beiden Dornen 2,7 : 1), größerer Unterschied in der Länge des inneren Enddornes zum Endglied (2 : 1).

4. *Eucyclops (T.) prasinus meridionalis* nov. subsp. (Übersicht A XI). Diese Form unterscheidet sich vom typischen *prasinus* durch sehr kurze Furcaläste (1,8mal so lang wie breit) sowie durch die beträchtliche Länge des inneren Enddornes am Endglied des Innenastes vom P_4 im Vergleich zur Länge des Gliedes (2,3 : 1).

5. *Eucyclops (T.) extensus* nov. spec. (Abb. 3, Übersicht A XII und XIII). Von allen bis jetzt bekannten *Tropocyclops*-Formen besitzt diese die längsten, schon »schlank« zu nennenden Furcaläste (4mal so lang wie breit) (Abb. 3). Die längste Endborste ist im Vergleich zur Länge der Furcaläste kurz zu nennen (Verhältnis rund 3,5 : 1). Die Körpergröße der Tierchen ist geringer als bei typischem *E. prasinus*.

6. *Eucyclops (T.) extensus forma longispina* (nov.) (Übersicht A XIII, Abb. 4). Während bei typischem *E. extensus* das Verhältnis »innerer Enddorn : Endglied« genau so ist wie bei *E. prasinus* (s.str.), haben die Tiere der Übersicht A XIII einen verhältnismäßig längeren Dorn (rund 2,2 : 1) (Abb. 4).

b) Terni: Die Dornformel lautet $3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 3$; kennzeichnend ist also die nur aus drei Dornen bestehende Bewehrung am Außenastendglied des P_3 .

1. *Eucyclops (T.) confinis* KIEFER (Übersicht A XIV, Abb. 5). Als Kennzeichen kommen außer der Dornformel in Betracht: Das Verhältnis der Länge des inneren Dornes am Innenastendglied vom P_4 zur Länge des Gliedes (2,3—2,7, durchschnittlich etwa 2,4 : 1) sowie das Längen-Breitenverhältnis des Innenastendgliedes vom P_4 (etwa 2,5 : 1)¹ (Abb. 6).

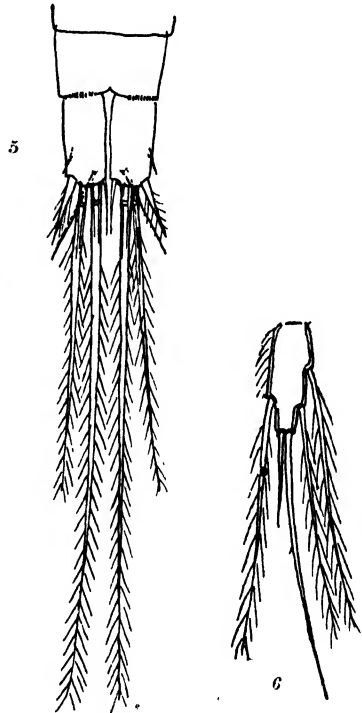
¹ Aus meinen Messungen geht die merkwürdige Tatsache hervor, daß *Eucyclops confinis* gar nicht das in der Gruppe »Terni« am häufigsten zu beobachtende kurze Endglied am Innenast des P_4 besitzt, sondern ein gestreckteres. Doch obwohl also in dieser Hinsicht die Tiere der Übersicht A XV—XIX »typischer als der Typus« gebaut sind, muß der einmal für die madagassische Form eingeführte Name für diese beibehalten werden; die eigentlich typische Form dagegen soll den Beinamen »frequens« (= die Häufige) erhalten. Es ist dies in gewissem Sinne ein Parallelbeispiel zu den Canthocamptiden *Elaphoidella bidens* und *E. bidens coronata* und *decorata*.

2. *Eucyclops* (*T.*) *confinis forma frequens* (nov.) (Übersicht A XV bis XIX). Unterschied gegenüber typischem *E. confinis* ist das kürzere Endglied des Innenastes vom P_4 (durchschnittlich 2 : 1).

3. *Eucyclops* (*T.*) *parvus* nov. spec. (Übersicht A XX). Körperlänge nur 400 μ . Furcaläste stark zweimal so lang wie breit; längste Endborste etwa $4\frac{1}{2}$ mal so lang wie ein Furcalast, Innenastendglied vom P_4 doppelt so lang wie breit, innerer Enddorn daselbst 4 mal so lang wie der äußere; der längere Dorn doppelt so lang wie das Glied.

Wie ich in meiner früheren Mitteilung über die *prasinus*-Gruppe ausgeführt habe (KIEFER 1930), gehören in die Untergattung *Tropocyclops* auch noch der BRADYSche »*Cyclops varicoides*« (BRADY 1907/1908) sowie der SARSSche »*Cyclops tenellus*« (SARS 1909). Durch das Entgegenkommen des Britischen Museums in London habe ich zwar beide Arten schon nachuntersuchen können. Doch das war bereits vor einigen Jahren, zu einer Zeit, als es auch noch für mich nur einen einzigen »*prasinus*« gegeben hat. So habe ich die beiden zwar als enge Verwandte unseres *Eucyclops prasinus* erkannt, sie aber nicht von diesem getrennt, sondern sie auch in meiner »Tierreich«-Arbeit mit diesem identifiziert. Heute halte ich die beiden »Afrikaner« jedoch für selbständige Arten, wie ich das schon an anderer Stelle ausgesprochen habe (KIEFER 1930).

Eucyclops (*T.*) *tenellus* (SARS) (SARS 1909, S. 52, Taf. 15, Fig. 118 bis 127). SARS will bei dieser winzigen Art (\varnothing nur 380 μ) ein zweigliedriges rudimentäres Füßchen gesehen haben. Dieses gleicht deshalb und wegen seiner Bewehrung einigermaßen dem P_5 der *Mesocyclops*-Arten (Untergattung *Thermocyclops*), in deren Nähe SARS die Tierchen auch gestellt hat. Länge und Gliederung der Vorderantennen aber sowie die Gliederungs- und Bewehrungsverhältnisse der Schwimmbeine sprechen gegen die Zugehörigkeit des *tenellus* zu den *Mesocyclopen*, ja zu den *Cyclopinæ* überhaupt. Denn kein *Mesocyclops* besitzt am Außen-



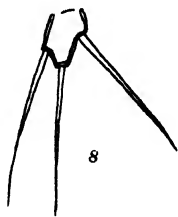
Eucyclops confinis KIEFER. 5 Furca, ventral, 6 Endglied des *Enp.* 1.

astendglied seiner vier Schwimmbeine je fünf Borsten, auch keine drei und vier Dornen am Endglied des *Exp.* des P_1 bzw. des P_2 . Und bei keiner derart kleinen Art der Unterfamilie *Cyclopinae* sind die Vorderantennen so lang wie der Vorderkörper und die Schwimmbeine alle dreigliedrig! Alle diese Merkmale passen aber sehr gut auf die *Tropocyclo-*pen. Es war daher anzunehmen, daß SARS mit dem zweigliedrigen fünften Füßchen seiner Art ein in Anbetracht der Kleinheit des Objektes wohl entschuldbares Versehen unterlaufen ist. Bei der Nachuntersuchung eines einzigen Exemplares von »*Cyclops tenellus*« glaube ich auch ganz einwandfrei ein nur eingliedriges rudimentäres Füßchen gesehen zu haben.



E. tenellus gehört in die *Tropocyclo-*pen-Gruppe der »Terni«. Kennzeichnend sind für ihn außer seiner Kleinheit der sehr kurze äußere Enddorn am Endglied des Innenastes vom P_4 (nach SARS' Zeichnung nur etwa $\frac{1}{5}$ der Länge des inneren Dornes erreichend), die Länge des Endgliedes selbst (nach SARS gut dreimal so lang wie breit) sowie vielleicht endlich noch die sehr lang erscheinende dorsale Furcalborste (der ich bei meinen bisherigen Untersuchungen jedoch noch keine weitere Beachtung geschenkt habe).

Wegen seiner geringen Körpergröße und des Längenverhältnisses der beiden Dornen am Innenastendglied des P_4 ähnelt *E. tenellus* etwas dem oben beschriebenen *E. parvus* aus Guatemala, unterscheidet sich aber von diesem durch die längeren Furcaläste sowie insbesondere durch das längere Endglied des Innenastes vom P_4 .



Eucyclops varicoides (BRADY). 7 Furca, dorsal, 8 P_4 .

Eucyclops (T.) *varicoides* (BRADY). (BRADY 1907/1908, S. 423, Taf. 33, Fig. 3 und 4).

Die Stellung dieser Form innerhalb der Untergattung *Tropocyclops* läßt sich vorerst leider nicht genau bestimmen. Die Beschreibung, die der Autor gegeben hat, ist mehr als mangelhaft, und bei der Nachuntersuchung einiger Tiere habe ich leider versäumt, die Verhältnisse am Endglied des Innenastes vom P_4 durch Messen und Zeichnen festzuhalten. Nach den angefertigten Zeichnungen der Furca und ihrer Bewehrung sowie des P_5 jedoch kann *varicoides* mit keiner der bekannten *Tropocyclops*-Formen gleichgesetzt

werden. Ich glaube, die Art ist, vorerst wenigstens, durch die kurzen Furcaläste (weniger als doppelt so lang wie breit [Abb. 7]), durch die starke Entwicklung der steifen, mit kurzen Fliederdörnchen dicht besetzten längsten Furcalendborste (rund zehnmal so lang wie ein Furcalast) sowie durch den schlanken inneren Dorn am rudimentären Füßchen (Abb. 8), der in seinem Aussehen von einer der beiden Borsten kaum zu unterscheiden ist, genügend gut gekennzeichnet.

Um das Wiedererkennen der eben kurz beschriebenen Formen der Untergattung *Tropocyclops* zu erleichtern, gebe ich folgenden

Bestimmungsschlüssel:

1. { Dornformel 3.4.4.3 (= Gruppe Quaterni) 2
 { Dornformel 3.4.3.3 (= Gruppe Terni) 7
2. { Furcaläste höchstens $2\frac{3}{4}$ mal so lang wie breit 3
 { Furcaläste rund 4 mal so lang wie breit 6
3. { Furcaläste 2—2,4 mal so lang wie breit; der innere Enddorn am
 Endglied des *Enp.*₄ verhält sich zur Länge des Gliedes etwa
 wie 1,7—1,8:1 4
 { Furcaläste länger oder kürzer; das fragliche Verhältnis am End-
 glied des *Enp.*₄ ist 2—2,3:1 5
4. { Von den beiden Enddornen am *Enp.*₄ ist der innere mindestens
 doppelt so lang wie der äußere, meist sogar noch länger . .
E. (T.) prasinus (s. str.)
 { Von diesen beiden Dornen ist der innere kürzer, nur etwa 1,7—1,8 mal
 so lang wie der äußere . . *E. (T.) prasinus forma guwana*
5. { Furcaläste etwa 2,57 mal so lang wie breit; am *Enp.*₄ verhält sich
 der Dorn zum Glied wie 2:1 *E. (T.) prasinus jerseyensis*
 { Furcaläste nur etwa 1,8 mal so lang wie breit; der fragliche Dorn
 ist etwa 2,3 mal so lang wie das Glied.
E. (T.) prasinus meridionalis
6. { Am Endglied des *Enp.*₄ verhält sich der längere Dorn zum Glied
 wie 1,7—1,8:1 *E. (T.) extensus*
 { Dieses Verhältnis ist etwa 2,2—2,3:1
E. (T.) extensus forma longispina
7. { Körperlänge etwa 600—700 μ ; der längere Dorn am Endglied des
*Enp.*₄ ist 2,3—2,5 mal so lang wie der äußere 8
 { Körperlänge 400 μ ; das Verhältnis der beiden Dornen ist 4—5:1. 9

8. { Das Endglied des *Enp.*₄ ist 2,4—2,6mal so lang wie breit . . . *E. (T.) confinis*
 Dieses Glied ist meist nur 2mal so lang wie breit *E. (T.) confinis forma frequens*
9. { Das Endglied des *Enp.*₄ ist nur 2mal so lang wie breit *E. (T.) parvus*
 Dieses Glied ist gut 3mal so lang wie breit . . *E. (T.) tenellus*

Zu diesen zehn verschiedenen Formen kommt nun noch *E. (T.) varioides* hinzu, dessen Dornformel indes noch nicht bekannt ist (vgl. oben).

Über die bis jetzt bekannte geographische Verbreitung der angeführten *Tropocyclops* gibt die Übersicht B zusammenfassende Auskunft (S. 513).

Es wäre nun sehr aufschlußreich, wenn man den »*Cyclops prasinus*« anderer Autoren mit den oben angeführten Formen identifizieren könnte. Soweit es sich um mitteleuropäische Tiere handelt, kann man, wie bereits oben gesagt, vorerst noch annehmen, daß »*Cyclops prasinus*« auctorum wirklich *Eucyclops (Tropocyclops) prasinus* (FISCHER) ist. In allen anderen Fällen dagegen läßt sich, vielleicht mit einer Ausnahme¹, nichts Sicheres mehr ermitteln, man müßte denn das ursprüngliche Material nachuntersuchen können, was aber nur selten möglich sein dürfte. So bleibt schließlich nur die bedauerliche Feststellung, daß die bis jetzt in der Literatur über »*Cyclops prasinus*« (sens. lat.) vorliegenden Beobachtungstatsachen, ähnlich wie bei verschiedenen anderen Formengruppen der Cyclopiden, für systematische und tiergeographische Zwecke unbrauchbar sind. Deshalb müssen wir unsere Hoffnungen also auf künftige Forschungen setzen.

Schlußbemerkungen.

Die »Art« *prasinus*, die bis vor kurzem noch als einziger Vertreter der Untergattung *Tropocyclops* angesehen worden ist, wurde durch die vorliegende Untersuchung in nicht weniger als elf verschiedene Arten, Unterarten und Formen aufgelöst. Hat nun aber solches weitgehende Differenzieren des Systems, das das Bestimmen der Tiere immer schwieriger gestaltet und bewirkt, daß lange nicht mehr jeder beliebige Anfänger auf dem Gebiet hydrobiologischen Arbeitens wie früher die Copepoden als eine der »leichtesten« Tiergruppen selbst »sicher« erkennen kann, einen Zweck und Sinn? Ich weiß, daß es noch Copepodenforscher der »alten Schule« gibt, denen solche analysierenden Arbeiten wie diese hier zu weit gehen, die der Ansicht sind, daß man weniger zergliedern

¹ Betrifft den »*Leptocyclops prasinus*« Sars (Ann. South. Afr. Mus., v. 25 [1927], p. 119, t. XII, fig. 11—20). Diese Form ist nach der Dornformel nicht typischer »*prasinus*«, sondern gehört zu den »Terni«, und zwar wahrscheinlich zu *Eucycl. confinis*. Vorkommen: Südafrika, Kapland.

als viel mehr zusammenfassen müßte. Doch es ist zu fragen: Können wir ein Bauwerk errichten ohne Bausteine? Ich bin der Meinung, daß die bisherigen »Arten« der Cyclopiden eben noch keine solchen einfachen

Übersicht B. Geographische Verbreitung der *Tropocyclops*-Formen.

Gruppe	Art	Erdteil	Vorkommen	
			Fundort	Nr. des Verzeichnisses von S. 492
Quaterni	<i>pasinus typ.</i>	Europa	Rheinpfalz	1
			Bodenseegebiet	2
			Norditalien	3
			Insel Kreta	4a, b, c
		Asien	Insel Flores	10*
			Insel Sumbawa	9
	<i>forma guwana</i>	Asien	Java	8a
	subsp. <i>jerseyensis</i>	Amerika (Nord)	New Jersey	11b
	subsp. <i>meridionalis</i>	Amerika (Süd)	Uruguay	13
	<i>extensus typ.</i>	Amerika (Nord)	New Jersey	11a
Terni	<i>forma longispina</i>	Amerika (Nord)	New Jersey	11c
	<i>confinis typ.</i>	Afrika	Madagaskar	7
	<i>forma frequens</i>	Afrika (Süd)	Pondoland	6
		Afrika (Ost)	Massai-Land	5
		Asien	Java	8b, c
			Flores	10*
	<i>parvus</i>	Amerika (Süd)	Guatemala	12
?	<i>tenellus</i>	Afrika	Tanganjika-See	SARS 10
	<i>varicoides</i>	Afrika (West)	Goldküste	BRADY 1

* Die beiden Fundorte von *E. prasinus typ.* und *E. confinis f. frequens* sind wahrscheinlich nicht identisch.

»Bausteine« waren, aus denen etwas Zuverlässiges (in Systematik und in Tiergeographie etwa, um nur zwei Gebiete zu nennen) aufgebaut werden kann. Meines Erachtens ist man in den vergangenen Jahrzehnten (es soll das aber durchaus kein herabsetzender Vorwurf gegen den Wert zahl-

reicher grundlegenden Arbeiten älterer Forscher sein!) bei der Betrachtung der Copepoden etwas zuviel nur an der Oberfläche geblieben. Um ein wenig weiter zu kommen, ist es endlich an der Zeit, tiefer in die morphologischen Verhältnisse unserer doch schon recht hoch organisierten Tiere einzudringen, um ein vollständigeres Bild von ihren wechselnden Erscheinungsformen zu erlangen. Zu deren völligem Verstehen wird das morphometrische Forschungsverfahren allein freilich bei weitem nicht ganz ausreichen. Aber es ist gewiß einer der Wege, die zu diesem Ziele führen können. Es ist selbstverständlich, daß später, wenn einmal eine ausreichende Menge von Beobachtungstatsachen gesammelt sind, unzweifelhaft Zusammengehöriges auch wieder zusammengefaßt werden muß.

In diesem Sinne möchte ich auch die oben aufgestellten und mit besonderen Namen belegten Formen der *prasinus*-Gruppe nicht als Pflänzchen der Art »noli tangere« aufgefaßt wissen. Meine Arbeiten, die früheren wie die vorliegende, deren Schwäche (vor allem zu geringes Untersuchungs- und daraus gewonnenes Zahlenmaterial) ich wohl kenne, wollen gar nichts anders sein als das, was ich schon eingangs ausgesprochen habe, nämlich erste Versuche. Ihr Zweck ist, weitere ähnliche Arbeiten anzuregen. Dann wird sich schon bald die Spreu vom Weizen sondern lassen.

Schriftenverzeichnis.

- BRADY, G. ST., 1907/1908: Notes on Dr. GRAHAM'S collection of Cyclopidae from the African Gold Coast. Ann. Trop. Med. Parasit. Liverpool. Vol. 1.
- FISCHER, S., 1860: Beiträge zur Kenntnis der Entomostraceen. Abhandl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Physik. Klasse. Bd. 8.
- KIEFER, F., 1926: Die languidus-Gruppe der Gattung Cyclops. Int. Revue der ges. Hydrobiologie. Bd. 14.
- 1928: Über Morphologie und Systematik der Süßwasser-Cyclopiden. Zool. Jahrbücher, Abt. Syst. Bd. 54.
- 1929a: Zur Kenntnis einiger Artengruppen der Süßwasser-Cyclopiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.
- 1929b: Cyclopoida Gnathostoma. Das Tierreich. Lieferung 53.
- 1930: Beiträge zur Copepodenkunde (XIV). 37. Die prasinus-Gruppe (Untergattung Tropocyclops) der Gattung Eucyclops. Zool. Anzeiger. Bd. 87.
- KOZMINSKI, Z., 1927: Über die Variabilität der Cyclopiden aus der strenuus-Gruppe auf Grund von quantitativen Untersuchungen. Bull. internat. Acad. Polon. Sci. et Lett., Cl. Sci. math. nat., Ser. B. Suppl. 1.
- LOWNDES, A. G., 1927: Some Observations and Experiments on the Spine-Formulae of Cyclops. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9. Vol. 19.
- SARS, G. O., 1909: Zoological Results of the Third Tanganyika Expedition . . . Report on the Copepoda. Proc. Zool. Soc. London.
- SCHMEIL, O., 1892: Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. I. Cyclopidae. Biblioth. Zoolog., Heft 11.

Vergleichend-histologische Untersuchungen über Geschlechtsorgane und Clitellum der Regenwürmer.

Von

Antonie Heumann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster.)

Mit 29 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	515
Material und Technik	516
I. Die Geschlechtsverhältnisse der Regenwürmer	517
II. Oogenese	518
III. Spermiogenese	522
IV. Histologie des Clitellums	526
V. Kastrationsversuche von HARMS	535
VI. Kastrationsversuche von AVEL	536
VII. Vergleichend histologische Untersuchungen über Gonaden und Clitellum	539
a) Einfluß der Oogenese auf die Clitellumausbildung	540
b) Beziehungen zwischen Spermiogenese und Clitellum	540
c) Besprechung der Ergebnisse	546
Zusammenfassung	550
Erklärung der Figurenbezeichnungen	552
Literatur	552

Einleitung.

Bei den Wirbeltieren führt die Hormonlehre die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere auf die Wirkung von Hormonen zurück. Eine entsprechende Annahme liegt für die Wirbellosen nahe, da auch hier Formen mit sekundären Geschlechtsmerkmalen vorkommen. Besondere Aufmerksamkeit verdienen in dieser Beziehung die Regenwürmer, da sie einmal eine niedrigstehende Tiergruppe mit sekundären Merkmalen und außerdem Zwitter sind. Die Frage nach

dem Kausalzusammenhang zwischen Geschlechtsreife und Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale wird daher bei den Regenwürmern kompliziert durch die zweite Frage, ob das Clitellum der Regenwürmer ein männliches oder weibliches oder indifferentes Merkmal ist, das lediglich die Geschlechtsreife als solche ohne Rücksicht auf den männlichen oder weiblichen Charakter der Geschlechtsreife anzeigt.

Es wäre aber, auch weiterhin möglich, daß die zeitliche Übereinstimmung der Ausbildung des Clitellums mit dem Eintritt der Geschlechtsreife überhaupt nicht auf direktem kausalem Zusammenhang beider beruht, sondern sich unabhängig voneinander unter der Einwirkung eines übergeordneten Faktors, z. B. der Ernährung oder der Temperatur vollzieht.

Die Lösung des Problems ist daher experimentell in entsprechender Weise wie bei den Wirbeltieren mit Hilfe partieller oder totaler Kastration von verschiedenen Autoren versucht worden. Bei der Prüfung der Literatur erhält man den Eindruck, daß die Kenntnis des Ablaufs und des Ineinandergreifens der normalen Entwicklung von sekundären Geschlechtsmerkmalen und Keimdrüsen beim Regenwurm keineswegs so weitgehend ist, wie sie es als Grundlage experimenteller Untersuchungen sein müßte.

Speziell muß man sich fragen, ob es richtig ist, die Ausbildung bzw. Rückbildung des Clitellums in den Sexual- bzw. Intersexualperioden als einen einfachen Vorgang anzusehen. Es wäre doch denkbar, daß gewisse Gewebelemente des Clitellums in ihrer Ausbildung abhängig von männlichen, andere von weiblichen Hormonen, oder auch vielleicht unabhängig von beiden wären.

In der vorliegenden Arbeit habe ich daher versucht, zunächst einmal rein deskriptiv eine solche Basis zu schaffen. Die Anregung hierzu erhielt ich von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. v. UBISCH, dem ich dafür wie auch für seine stete Anteilnahme an dem Fortgang der Arbeit zu großem Dank verpflichtet bin. Ich danke ferner dem Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Privatdozent Dr. KOSWIG, für seine Ratschläge und freundliche Unterstützung bei der Durchführung meiner Arbeit.

Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial dienten *Allolobophora caliginosa*, *Lumbricus terrestris* und *Lumbricus rubellus*.

Die Würmer wurden im Rücken aufgeschnitten, und die Ovarien, Samenblasen, Receptacula seminis und Clitellum herauspräpariert.

Die Ovarien wurden mit der BOUINSchen Flüssigkeit fixiert. Das eine wurde mit Boraxcarmin gefärbt und als Totalpräparat verwandt. Von dem anderen fertigte ich nach Vorfärbung mit Hämalaun Schnittserien an. In gleicher Weise wurde mit den Receptacula seminis verfahren.

Aus den ebenfalls mit der BOUINSchen Flüssigkeit fixierten Samenblasen wurden Schnittserien hergestellt. Als Färbemittel benutzte ich das DELAFIELDSche Hämatoxylin und Eosin.

Für die Untersuchung der Spermiogenese waren Ausstrichpräparate am geeignetsten. Die Samenblasen wurden zwischen zwei Objektträgern zerquetscht und letztere schnell in die Fixierungsflüssigkeit, Sublimatessig, geworfen. Gute Bilder erhielt ich durch Färbung mit Hämalaun und GIEMSA¹.

Bei dem drüsigen Charakter des Gewebes war die Fixierung des Clitellums schwieriger. Ich benutzte dazu die HELLYsche Flüssigkeit. Die Färbung der Schnittserien mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin-Eosin, Thionin und Muchamatein war nicht sehr günstig. Am geeignetsten erwies sich die MALLORYsche Bindegewebsfärbung.

Sämtliche Gewebe wurden über Benzol eingebettet, weil dadurch die Objekte weniger spröde wurden.

I. Die Geschlechtsverhältnisse der Regenwürmer².

Die Regenwürmer sind Zwitter, deren Geschlechtsorgane zwischen dem 8. und 15. Segment angeordnet sind. Sie haben zwei Paar Hoden und ein Paar Ovarien. Die Hoden liegen im 10. und 11. Segment, die Ovarien im 13. Die Keimdrüsen entstehen aus dem Peritonealepithel und sind an der hinteren Wand der vorderen Dissepimente der betreffenden Segmente angeheftet. Gegenüber jeder Keimdrüse liegt ein Wimpertrichter. Er nimmt die Samenelemente bzw. Eier auf und leitet sie in die Ausführungsgänge. Die Samenleiter münden im 15., die Eileiter im 14. Segment.

Die sich vom Hoden ablösenden Samenelemente wandern, da es noch Spermatogonien sind, nicht sofort in die Samentrichter. Sie bedürfen noch der weiteren Entwicklung bis zu reifen Spermatozoen. Diese vollzieht sich in den Samenblasen, welche durch Ausstülpung der Dissepimente der Gonadensegmente gebildet werden.

¹ Azur-Eosin nach ROMANOWSKY-GIEMSA. Vgl. ROMEIS (1924), S. 141.

² BEDDARD, F. E., 1895. BERGH, S. R., 1886. GROVE, A. J., 1925. 1927. GROVE, A. J. and COWLEY, L. F., 1926. HESSE, R., 1894. MICHAELSEN, W., 1900. VEJDovsky, F., 1884.

Die reifen Spermatozoen wandern aus den Samenblasen in die Samentrichter und bleiben dort bis zur Begattung.

Zwischen dem 9. und 10. und zwischen dem 10. und 11. Segment liegt je ein Paar Receptacula seminis, die aus Ektodermeinstülpungen entstehen. Sie nehmen bei der Begattung die Spermatozoen auf, die dort bis zur Eiablage bleiben.

An ganz jungen Würmern konnte ich feststellen, daß die Oogenese lange vor der Spermiogenese beginnt, und zwar war die Oogenese schon im Gange, als die Samenblasen noch nicht ausgebildet waren.

Zur Begattungszeit entwickelt sich einige Segmente hinter den Geschlechtsorganen eine Drüsenschicht, die äußerlich als Anschwellung sichtbar wird, das Clitellum. Es ist ein Hilfsmittel für die Kopulation und liefert bei der Eiablage durch Sekretabscheidung die Cocons. Noch bevor sich das Clitellum bildet, erscheinen an seiner Unterseite an bestimmten Segmenten die Tubercula pubertatis, Drüsenmassen, die an den Divertikeln der ventralen Borsten entstehen.

Die Eiablage beginnt meist einige Tage nach der Begattung.

II. Oogenese.

Das Ovar der Regenwürmer ist birnförmig, es hat eine breite Basis und eine lang ausgezogene perlschnurförmige Spitze (Abb. 1). Es entsteht im 13. Segment aus der Wand des Cöloms und ist mit der Basis an der hinteren Fläche des vorderen Dissepimentes angeheftet. Die Spitze ragt frei in das Cölom, fast bis zum nächsten Dissepiment, wo sich der Eitrichter mit dem Receptaculum ovarum befindet. Die in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Eier liegen an der Spitze, die jüngsten an der Basis.

In dem oberen Teil des Ovars befinden sich Zellen mit hellen, lichten Kernen (Abb. 1 [2] und 2). FOOT und STROBELL (1910) halten sie anscheinend für Oogonien und gehen nicht näher darauf ein. Sie beschäftigen sich sofort mit der Synapsis und zwar mit der Frage, ob nach der letzten Oogonienteilung sofort die Konjugationsphase beginnt, oder ob ein »Ruhestadium« eingeschaltet wird. Ein Ruhestadium glauben sie aus dem Grunde annehmen zu können, weil in dem späteren Bukettkern ein dem Ruhestadium eigener Nucleolus vorhanden ist. Die angeführten Autoren lassen aber auch die Möglichkeit offen, daß kein Ruhestadium vorhanden ist, denn sie haben in einem Ovar Zellen mit Bukettkernen am äußersten proximalen Ende des Ovars gefunden, so nahe an den Oogonienmetaphasen, daß man annehmen müßte, der Bukettkern entstände sofort aus der Telophase der letzten Oogonienteilung.

Oogonienteilungen konnte ich auf meinen Präparaten nicht feststellen. Ich habe folgendes beobachtet:

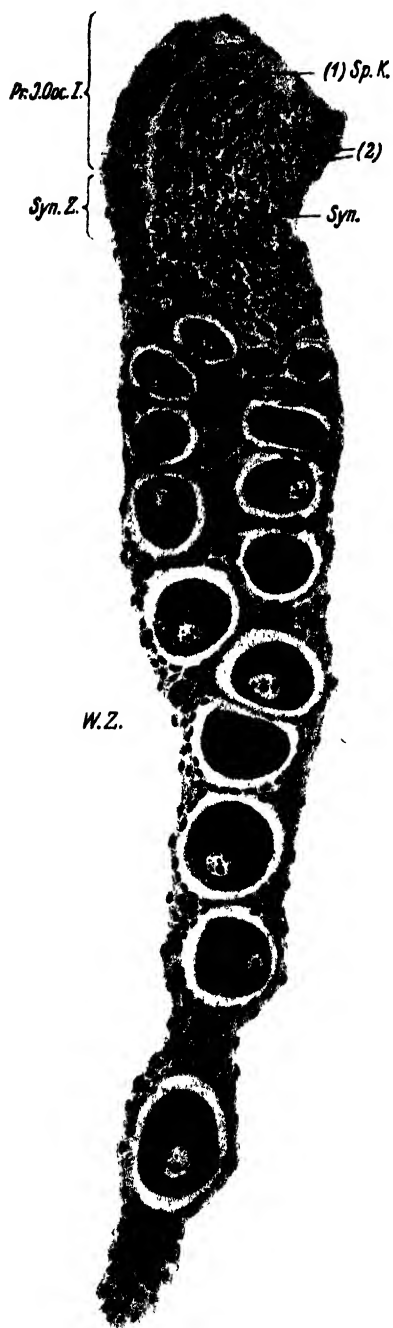


Abb. 1.

An der Ansatzstelle des Ovars kommen aus dem Cölomepithel kleine Zellen mit spindelförmigen Kernen, die in das Ovar hinein wachsen (Abb. 1 [1] *Sp. K.*). Die spindelförmigen Kerne treiben allmählich auf und werden zu großen, hellen Kernen, in denen man deutlich den Nucleolus und die Chromosomen sieht, offenbar in diploider Zahl (Abb. 1 [2]). Ich konnte nämlich, da nach verschiedenen Autoren die diploide Zahl 32 beträgt, immer mehr als die haploide Chromosomenzahl feststellen. Die Zellgrenzen sind nicht immer deutlich zu erkennen (Abb. 2). Ich habe niemals eine Metaphase beobachtet. Es schließen sich gleich nach der Spitze des Ovars hin Synapsisstadien an (Abb. 1

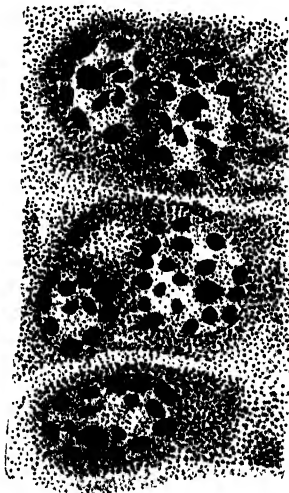


Abb. 2.

Abb. 1. Längsschnitt durch ein Ovar.
Vergr. 131 fach.

Abb. 2. Oocyten I. Ordnung. Vergr. 1740 fach.

Syn). Demnach müssen die Oogonienteilungen alle schon im Cölo-epithel stattgefunden haben. Ich halte daher die Zellen mit den lichten Kernen nicht für Oogonien, sondern bereits für Oocyten I. Ordnung, die sich im Stadium der präsynDETischen Interphase befinden. Nach BĚLAŘ ist nämlich oft »zwischen Leptotänstadium und Telophase der letzten prämeiotischen Mitose ein kurzes Interphasestadium eingeschaltet«. BĚLAŘs Abbildungen von *Stenobothrus lineatus* stimmen mit den cytologischen Bildern dieser Zellen überein. Wegen des Fehlens von Metaphasen und des erwähnten völligen Übereinstimmens mit BĚLAŘ bezeichne ich diese Zellen als Oocyten I. in präsynDETischer Interphase (Abb. 1, *Pr.J. Ooc. I.*).

Auf sie folgt eine Zo_{1e}, in der fast alle Kerne in dem Bukettstadium oder in einem Stadium vor oder nach dem Bukettstadium sich befinden (Abb. 1, *Syn.Z.*). Die Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen. Der Nucleolus ist immer vorhanden. Hier erfolgt die Synapsis.

R. HESSE (1894), der die vorhergehende Zone als Keimzone beschreibt, sieht anscheinend die Synapsiszone nicht als solche an, sondern als Vermehrungszone. »Die Zone der Zellvermehrung ist wenig breit; sie wird durchschnittlich durch drei bis vier Zellagen gebildet; es liegt hier Kernteilung neben Kernteilung, und durch die dunklere Färbung der Teilungsfiguren wird diese Zone auf Schnitten sehr deutlich erkennbar.« Nach meinen Beobachtungen handelt es sich hier aber nicht um Kernteilungen, sondern um Synapsisstadien, denn, wie erwähnt, habe ich niemals Meta- oder Anaphasen beobachtet. Vielmehr kann man an den verschiedenen Zellen, die ich für Oocyten I. halte, verfolgen, wie die Chromosomen der präsynDETischen Interphase in das Leptotänstadium übergehen (Abb. 3, Beginnendes Leptotän). In der Konjugationsphase erscheinen die Chromosomen zunächst als lange, dünne, gewundene Fäden. Der Kern ist von einem dichten Chromosomenknäuel erfüllt (Abb. 4, Leptotänstadium). Nun folgen die Bukettstadien, in denen die Chromosomen nach einem Pole des Kernes hin orientiert sind. Je zwei Chromosomen legen sich der Länge nach nebeneinander (Abb. 5, Zygotänstadium). Es erfolgt dann allmählich die Chromosomenkonjugation (Abb. 6, Amphitänstadium). Während dieser Vorgänge findet eine fortschreitende Verkürzung und Verdickung der Chromosomen statt. Nach der Chromosomenpaarung liegen die beiden Konjugationspartner meist so dicht aneinander, daß sie das Aussehen eines einheitlichen Chromosomes haben (Abb. 7, Pachytänstadium). Jetzt ist eine mehr oder weniger starke Auflockerung der bivalenten Chromosomen festzustellen. Die beiden Conjugations-

partner weichen auseinander, werden wieder länger und dünner und lösen sich voneinander (Abb. 8, Strepsinem).

An die Synapsis schließt sich nicht sofort die erste Reifeteilung an. Das Chromatin der Bukettstadien läßt sich färberisch nicht mehr nach-

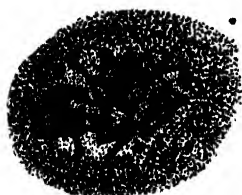


Abb. 3.

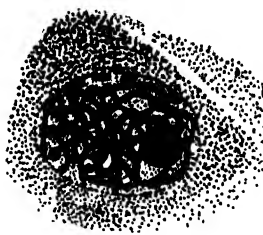


Abb. 4.



Abb. 5.

Abb. 3. Beginnendes Leptotän einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 4. Leptotän einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 5. Zygotän einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach.



Abb. 6.

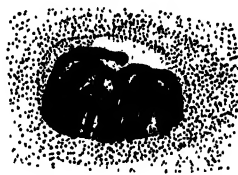


Abb. 7.

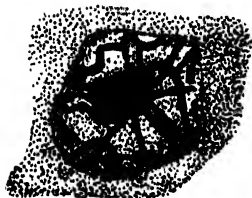


Abb. 8.

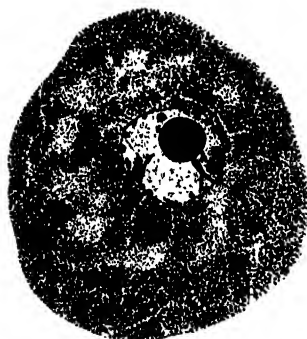


Abb. 9.

Abb. 6. Amphitän einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 7. Pachytän einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 8. Strepsinem einer Oocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 9. Oocyte I. in der Wachstumsperiode. Vergr. 572 fach.

weisen, wir haben einen Oocytenruhekern vor uns. Nun beginnt eine lange Wachstumsperiode (Abb. 1, W.Z., Abb. 9, Oocyte I. in der Wachstumsperiode). Nachdem die reifen Oocyten das Ovar verlassen haben, gehen die Reifeteilungen im Receptaculum ovarum vor sich, wie FOOT und STROBELL beschreiben.

Meine Beobachtungen über die Konjugationsphase decken sich mit den Ausführungen von FOOT und STROBELL über die Oogenese von *Allolobophora foetida* (1910). Nur geben diese Autoren an, daß die Synapsis zweimal auftritt. Das erstemal findet sie im Ovar statt. Das zweitemal tritt sie nach einer eingeschalteten Wachstumsperiode, in der die Chromosomen sich vollständig auflösen und ihre »Individualität verlieren«, im Receptaculum ovarum auf, nachdem die Oocyten das Ovar schon verlassen haben. FOOT und STROBELL schreiben folgendes über diese zweimalige Synapsis: »Pseudo reduction occurs twice—the first group of reduced (bivalent) chromosomes appearing before the growth period—shortly after the last oögonial division—and the second group of reduced (bivalent) chromosomes appearing at the end of the growth period—These two groups separated by an interval in which the chromosomes completely disintegrate and lose their individuality. At the end of the growth period successiv steps in the evolution of the second group of reduced (bivalent) chromosomes can be followed and clearly demonstrated.« FOOT und STROBELL glauben, daß hierdurch der Beweis gebracht ist für die Neubildung der zweiten diplotänen Gruppe. Nach neueren Forschern (BĚLAŘ 1928) treten aber das Leptotän-, Diplotän- und Pachytänstadium nicht noch einmal auf, sondern die Chromosomen erscheinen nach der Wachstumsperiode vor der ersten Reifeteilung sofort in der Tetradenform. BĚLAŘ sagt, daß die Gemini oder Tetraden oft während der ganzen Wachstumsperiode sichtbar bleiben, oder »sie werden in manchen Fällen nach vorausgehender Auflockerung ganz unsichtbar«. Der letztere Modus, den BĚLAŘ (1928) auf Seite 135 unter Hinweis auf eine Abbildung von *Gryllus campestris* beschreibt, entspräche den Verhältnissen bei den Regenwürmern. Ich halte daher das Leptotänstadium, das FOOT und STROBELL in der »zweiten Synapsis« gesehen haben wollen, für ein Diplotän- oder Pachytänstadium, in dem die Chromatinfäden stark in die Länge gezogen sind und deswegen verhältnismäßig dünn erscheinen.

III. Spermiogenese¹.

Nachdem sich die Spermatogonien im Hoden gebildet haben, gelangen sie in die Samenblase. Die jüngsten Stadien in der Samenblase sind kugelförmige Gruppen von je 64 oder 32 Zellen, deren Stiele sich in der Mitte zu einer großen zentralen Plasmamasse vereinigen.

¹ BLOOMFIELD, J., 1880. BUGNION, E. et POPOFF, N., 1904 und 1905. CALKINS, N., 1896. DEPDOLLA, PH., 1905. 1906. v. ERLANGER, R., 1896. FOOT, h STROBELL, E. C., 1902. HESSE, E., 1909. MONNÉ, L., 1925.

Diese Follikel machen verschiedene Teilungen durch, und zwar teilt sich jedesmal der ganze Follikel mit der centralen Plasmamasse in zwei gleiche Teile, so daß Gruppen von 32, 16, 8, 4, 2 Spermatogonien entstehen. Die Zellgruppen, die aus dieser Teilung entstehen, sind daran zu erkennen, daß die einzelnen Spermatogonien große, helle Kerne mit zerstreut liegendem Chromatin besitzen, eine birnförmige Gestalt haben und durch lange, dünne Stiele in der Mitte vereinigt sind. Die Hälften eines jeden Follikels sind durch einen dünnen Plasmafaden miteinander verbunden (Abb. 10, Spermatogonienfollikel). Ein Nucleolus ist nicht vorhanden.

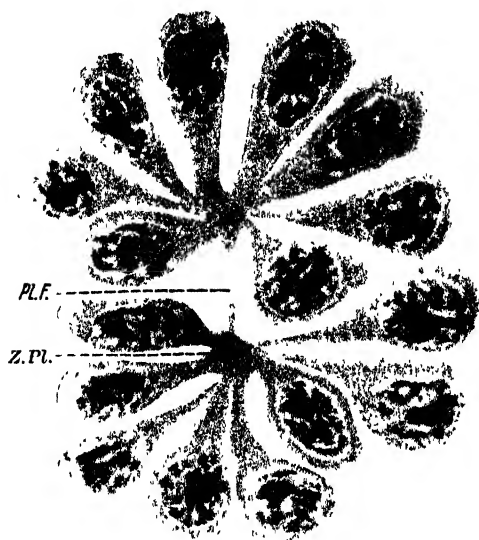


Abb. 10.



Abb. 11.



Abb. 12.

Abb. 10. Teilung eines Spermatogonienfollikels. Vergr. 1160 fach. Abb. 11. Späte Anaphase einer Spermatogonienteilung. Vergr. 1740 fach. Abb. 12. Metaphase einer Spermatogonienteilung. Vergr. 1740 fach.

Nachdem diese Teilung der ganzen Follikel zu Ende geführt ist, so daß nur noch Gruppen aus zwei Zellen übrigbleiben, beginnt eine Vermehrung der Spermatogonien durch mitotische Teilungen (Abb. 11, Späte Anaphase einer Spermatogonienteilung). Die Tochterzellen bleiben durch ihre Stiele miteinander verbunden, so daß wieder Gruppen von 4, 8, 16, 32 Spermatogonien entstehen, die sich hauptsächlich durch ihre geringere Größe, dann aber auch durch den kürzeren Stiel ihrer Zellen von der ersten Gruppe unterscheiden (Abb. 12, Metaphase einer Spermatogonienteilung). Außerdem ist die zentrale Plasmamasse nicht wie bei der ersten Gruppe zu einem längeren Faden, der oft deutlich zeigt, daß hier die Trennung der beiden Follikelhälften erfolgt, ausgezogen (vgl. Abb. 10, *Pl.F.*). Diese Follikel erscheinen im großen und ganzen kompakter.

BUGNION und POPOFF (1905) betonen immer wieder, daß keine einzelnen, freien Spermatogonien in der Samenblase vorhanden sind. Sind sie da, so sei es ein Ausnahmefall. Wie DEPDOLLA und auch HESSE gesehen haben, lösen sich die Spermatogonien nur in Follikeln von 64 oder 32 Zellen vom Hoden los, die dann eine Teilung bis zum Vier-, selten Zweizellenstadium durchmachen. — Ich habe aber in manchen meiner Ausstrichpräparate und auch auf Schnittserien neben Spermatogonien im Zweizellenstadium so häufig einzelne Spermatogonien gefunden, daß man ihr Vorkommen kaum als Ausnahmefall oder als Artefakt bezeichnen kann. Da sich auch im Hoden einzelne Spermatogonien befinden, so ist ihr Vorhandensein in der Samenblase entweder auf direkte Übertragung dieser Hodenspermatogonien in die Samenblase oder auf die bis zum Einzellenstadium geteilten Follikel zurückzuführen. Ich möchte letzteres annehmen, da ich auch viele einzelne Spermatogonien in Teilung und zwar auf dem Stadium der Metaphase oder Anaphase gefunden habe, die nun mit der aufsteigenden Reihe der Spermatogonienvermehrung beginnen.

Nachdem die Zahl der Spermatogonien wieder auf 32 angewachsen ist, treten ihre Kerne in die Prophase der ersten Reifeteilung ein. Damit ist das Stadium der Spermatocyte I. erreicht. In Ausnahmefällen kann es auch schon früher eintreten. Die centrale Protoplasammasse schwillt durch Abgabe eines Teiles des Cytoplasmas durch die filamentösen Stiele der Zellen an. Aus der centralen Plasmamasse bildet sich der Cytophor. Es wiederholt sich jetzt bei jeder weiteren Teilung die Abgabe von Cytoplasma, so daß der Cytophor nach und nach an Größe zunimmt.

Die Reifeteilungen sind von den meisten Autoren nur an einer »Chromatinkondensation« erkannt worden, die sie als Prophase der Spermatocyte I bzw. II deuten, in dem Moment, wo sie sich teilen will (BUGNION und POPOFF, 1904). Diese Chromatinkondensation dürfte nichts anderes als eine Verklumpung der Pachytänfäden gewesen sein, die durch die Fixierung hervorgerufen ist. E. HESSE (1909) ist der einzige, der näher auf die Reifeteilungen eingeht, aber sie sehr unvollständig beschreibt. »Le spirème s'épaissit et se dilate de façon à occuper à nouveau la région nucléaire qui avait été abandonnée par la chromatine; puis il se fragmente en chromosomes qu'ils s'ordonnent en groupes quaternes, je n'ai pas recherché par quel processus.« HESSE hatte nie so deutliche Bilder, daß er die Chromosomen hätte zählen können.

Genau wie in der Oogenese lassen sich auf meinen Präparaten in der Spermiogenese alle Stadien der ersten und zweiten Reifeteilung analy-

sieren, wie es die folgenden Abbildungen zeigen: Abb. 13 (Leptotän), Abb. 14 (Pachytän), Abb. 15 (Metaphase der ersten Reifeteilung), Abb. 16 (Metaphase der zweiten Reifeteilung)¹. Sie sind alle der Samenblase



Abb. 13.



Abb. 14.



Abb. 15.



Abb. 16.

Abb. 13. Leptotän einer Spermatocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 14. Pachytän einer Spermatocyte I. Ordnung. Vergr. 1740 fach. Abb. 15. Metaphase der ersten Reifeteilung aus der Spermiogenese. Vergr. 1740 fach. Abb. 16. Metaphase der zweiten Reifeteilung aus der Spermiogenese. Vergr. 1740 fach.

von *Lumbricus terrestris* entnommen. Die Figuren 15 und 16 zeigen zunächst den Größenunterschied der Spermatocyte I und II. und deutlich die Tetrade in der Spermatocyte I., die Dyade in der Spermatocyte II. In der Spermatocyte II. konnte ich aber nicht, wie es HESSE beobachtet hat, einen Nucleolus feststellen. Alle Stadien der Spermiogenese verlaufen, wie MONNÉ beschreibt, ohne Nucleolus.

Die Zahl der Chromosomen ist bei verschiedene 1 Arten von FOOT und STROBELL, BUGNION und POPOFF, CALKINS und MONNÉ festgestellt worden. So hat *Allolobophora foetida* eine Haploidzahl von 11, *Lumbricus agricola* und *Lumbricus terrestris* von 16 Chromosomen. Diese Chromosomenzahl für *Lumbricus terrestris* kann ich bestätigen.

Nach der zweiten Reifeteilung bildet sich die Spermatide zum reifen Spermatozoon um. Abb. 17 zeigt reife Spermatozoen am Cytophor. Der Cytophor bleibt so lange erhalten, bis die Spermatozoen vollkommen reif sind und abfallen. Sie sammeln sich dann in dem Samentrichter an.

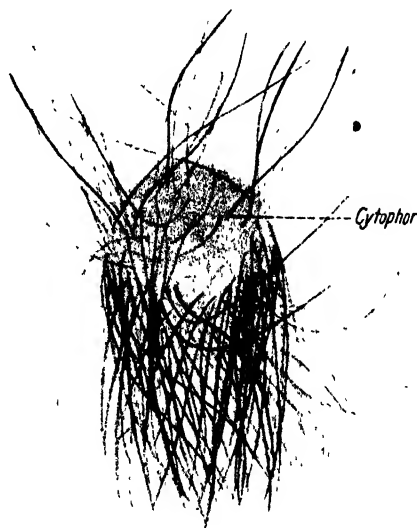


Abb. 17. Reife Spermatozoen am Cytophor.
Vergr. 1160 fach.

¹ Abb. 13—16 sind Darstellungen einzelner Spermatocyten, die aber in Wirklichkeit mit anderen durch den Cytophor verbunden sind.

In der Samenblase können also Spermatogonien, Spermatocyten I. und II., Spermatiden und reife Spermatozoen nebeneinander vorkommen.

Außer den spermatischen Elementen sind in den Samenblasen noch Zellen enthalten, die den von BLOOMFIELD beschriebenen »brown corpuscles« entsprechen (Abb. 18). Im lebenden Zustand sind sie gelblich gefärbt und zeigen stark lichtbrechende Farbstoffkörnchen. Nach Färbung mit GIEMSA erscheinen sie durch die Einlagerung von intensiv mit Eosin färbbaren Einschlüssen im Plasma im Vergleich zu den sich schwächer färbenden Sexualzellen leuchtend rot. BUGNION und POPOFF (1904) bezeichnen sie daher als eosinophile Zellen. Ihr Kern ist kleiner und kompakter, etwas unregelmäßig gestaltet und liegt vielfach am Rande der Zelle. Die Kernmembran ist stärker und dunkler als bei den Sexualkernen. Ein Nucleolus ist nicht einwandfrei festzustellen. Das Chromatin ist netzförmig über den ganzen Kern verteilt.



Abb. 18. Interstitielle Zelle aus der Samenblase von *Lumbricus terrestris*. Vergr. 1740 fach

DEPDOLLA (1906) nennt sie interstitielle Zellen. Er spricht ihnen eine ernährende Funktion zu und läßt die Cytophormutterzellen aus ihnen entstehen. Nach BRASILS (1905) Meinung haben die interstitiellen Zellen nur eine phagocytäre Funktion. Er fand nämlich im Innern Spermatozoen. Auch DEHORNE (1923) fand bei *Lumbricus* in den interstitiellen Zellen reife Spermatozoen und nackte Cytophore, aber keine Spermatiden. Er nimmt an, daß die interstitiellen Zellen die Spermatozoen nicht aktiv wie Phagocyten aufnehmen, sondern daß die Spermatozoen selbst in die phagocytär wirkenden interstitiellen Zellen eindringen. Ferner bemerkt er, daß man »nach der Spermiogenese« keine Spur mehr von interstitiellen Zellen findet.

In der Samenblase sind außer den Geschlechts- und interstitiellen Zellen noch andere mit spindelförmigen Kernen vorhanden, die sich intensiver färben als die Sexualzellen. Wahrscheinlich sind es Zellen des bindegewebigen Stromas der Samenblase.

IV. Histologie des Clitellums.

Mit der Histologie des Clitellums haben sich sehr viele Autoren befaßt. Hauptsächlich zu erwähnen sind: ANDREWS (1895), CERFONTAINE (1890), COLE (1893), HOFFMEISTER (1845), R. HORST (1864), LANKESTER (1864), PERRIER (1875), VOGT und YUNG (1888), D'UDEKEM (1862). Sie sehen alle das Clitellum als Epidermisverdickung und als wichtiges Hilfsmittel für die Kopulation an. CERFONTAINE geht als erster näher auf die Histologie ein.

FELDKAMP (1924), GROVE (1925) und GROVE und COWLEY (1927) geben eine bessere und ausführlichere Beschreibung. Im folgenden gebe ich die von GROVE und COWLEY wieder.

Sie teilen das Clitellum in drei verschiedene Regionen ein:

Region A umfaßt die ganze dorsale und laterale Fläche bis unter die lateralen Borsten. Dort beginnt die

Region B und geht bis über die ventralen Borsten.

Region C liegt innerhalb der ventralen Borsten.

In der Region A sind drei Typen von Drüsenzellen:

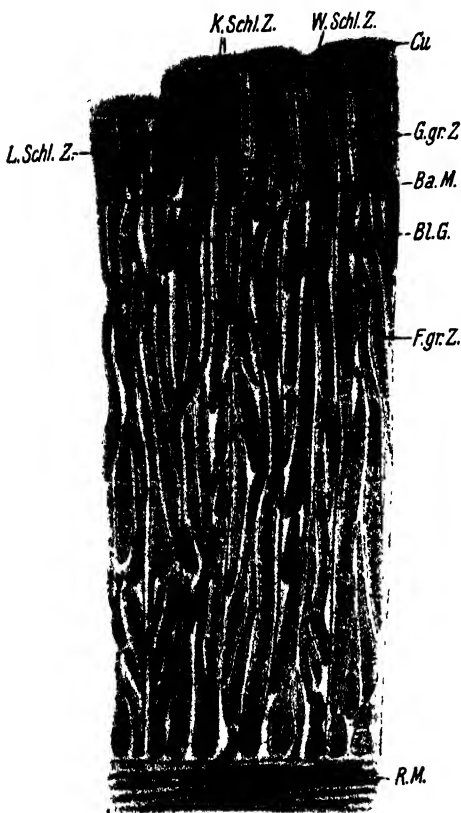


Abb. 19. Querschnitt durch die dorsale Clitellumregion eines geschlechtsreifen Wurmes. Vergr. 270 fach.

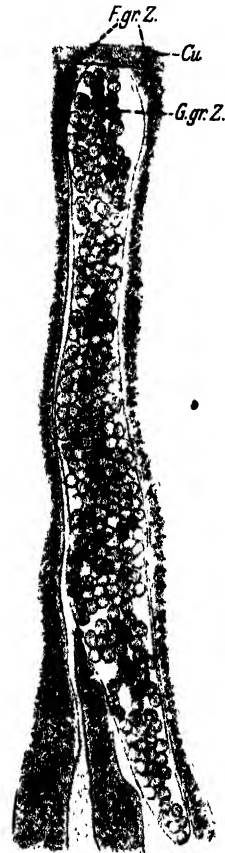


Abb. 20. Grob granulierte Zelle des Clitellums. Vergr. 558 fach.

1. Schleimzellen, ähnlich wie die in der Epidermis, deren Plasma netzartig die Zelle ausfüllt (Abb. 19, *W.Schl.Z.*). Sie geben die Schleimreaktion. Auf diese Zellen, die ich nicht als spezifische Clitellumzellen ansehe, komme ich später noch zurück.

2. Grob granulierte Zellen, die tiefer in das Clitellum hineinragen und oft verschlungen und aufgerollt sind (Abb. 19, *G.gr.Z.*, Abb. 20). Der Zellinhalt besteht aus groben Körnchen, die übereinandergeschichtet sind. In dem unteren Teil der Zelle liegen oft drei bis vier Reihen nebeneinander.

3. Fein granulierte Zellen (Abb. 19, *F.gr.Z.*, Abb. 21). Sie sind basal am breitesten, hier liegt auch der Kern. Nach außen verjüngen sie sich und gehen allmählich in den Ausführungsgang über. Die Zellen sind in säulenförmigen Gruppen angeordnet, die von Bindegewebe umhüllt sind. Weder die fein noch die grob granulierten Zellen geben die Schleimreaktion.



Abb. 21.
Fein granulierte Zellen des
Clitellums. Vergr. 558 fach.

Region B ist das Gebiet, in dem die Tubercula pubertatis liegen. Es ist nicht so sehr verschieden von A als von C. Wir finden hier folgende Drüsenzellen:

1. Schleimzellen,
2. grob granulierte Zellen,
3. fein granulierte Zellen,
4. besondere Drüsenzellen, die in der Mitte der Region B liegen,
5. Drüsenzellen, die in Verbindung stehen mit den Divertikeln der Borstenporen.

Die Schleimzellen sind an der Oberfläche in derselben Weise angeordnet wie in Region A.

Die grob granulierten Drüsenzellen werden in der ganzen Region B gefunden, aber ihre Verteilung wechselt oft. Die fein granulierten Zellen sind wie in der Region A angeordnet. Nur in der Mitte der Region B, dort wo die Tubercula pubertatis liegen, werden sie durch eine vierte Art von Zellen ersetzt, die dieselbe Anordnung zeigen, aber sich färberisch anders verhalten als die fein granulierten Zellen. Die Divertikelzellen treten auch an anderen Stellen im Körper des Wurmes auf. Es sind weithin zerstreut liegende Drüsenmassen, die mit den Divertikeln der Borstenporen verbunden sind.

Die Region C ist gekennzeichnet durch eine Reihe von Zellblöcken, die durch tiefe Einschnitte voneinander getrennt sind. In jedem Zellblock liegen:

1. Schleimzellen. Sie sind hier relativ zahlreicher als in den übrigen Regionen des Clitellums.

2. Grob granulierte Zellen, die in dieser Region bis an die Ringmuskulatur reichen. Zwischen den grob granulierten Zellen liegen

3. Zellen mit feinkörnigem Inhalt und großen Nuclei, die durch Lacunen voneinander getrennt sind.

Meine Befunde stimmen mit den Angaben von GROVE und COWLEY bis auf die Schleimzellen überein. GROVE (1925) beschreibt sie folgendermaßen: »Typical goblet-cells similar to those found in the ordinary epidermis though slightly longer. These give the mucin-reaction strongly and show the typical reticular contents.« Ferner schreiben GROVE und COWLEY (1927): »The mucin-secreting gland-cells are always superficial, and are to be found over the whole surface. Typically each consists of a goblet-cell showing the characteristic reticulate contents of a goblet-cell of the epidermis. In some instances however, they may be more elongated and extend deeper into the thickness of the clitellum.« Hieraus geht hervor, daß die Schleimzellen mit dem charakteristisch netzartigen Inhalt auch in der Epidermis vorkommen. Im Clitellum sind sie nur etwas länger. Ferner ist daraus zu ersehen, daß nur Schleimzellen mit dieser wabigen Struktur vorkommen. Auf meinen Präparaten habe ich aber außer diesen wabigen Schleimzellen ebenso viele grob- und feinkörnige gefunden, eine Tatsache, die später noch erwähnt wird.

Die Angaben FELDKAMPS (1924) über die Histologie des Clitellums sind weniger ausführlich und genau. Bezüglich der Region A ist er derselben Anschauung wie GROVE. In der Region B hat er nur wabige grobkörnige und Divertikeldrüsen gesehen. Die Schleimzellen sind nach ihm auch nur wabig. Ferner berichtet FELDKAMP, daß die Divertikeldrüsen überall da auftreten, wo Stechborsten vorhanden sind.

An dieser Stelle möchte ich noch auf eine Beobachtung von GROVE und COWLEY (1927) über die Divertikeldrüsen und die besonderen Drüsenzellen, die in der Mitte der Region B liegen, eingehen. Sie verhalten sich gegenüber den verschiedenen Färbemitteln immer anders als die übrigen Zellen des Clitellums, woraus auf eine besondere Beschaffenheit zu schließen ist. Während nach einer Eiablage alle übrigen Arten von Clitellumzellen leer sind, bleiben sie gefüllt. Erst nach einer Begattung erweisen auch sie sich als leer. Ihr Inhalt wird, wie FELDKAMP (1924) beschreibt, bei der Begattung durch die Rillen der Stechborsten in den Körper des Partners übergeführt.

Während die älteren Autoren das Clitellum als Epidermisverdickung auffassen, und GROVE sich hierzu nicht äußert, sagt FELDKAMP: »Die Epidermis des Regenwurmes grenzt sich in dem nicht modifizierten Teil

durch eine bindegewebige Basalmembran von der Unterlage ab.« Diese Basalmembran tritt auch in dem geschlechtsreifen Clitellum deutlich hervor, wird nur ab und zu von Drüsenzellen durchbrochen (Abb. 19, *Ba.M.*). »Die Epidermis bleibt also in ihrer Breite und Dicke vollkommen erhalten. Die sich vergrößernden Drüsenzellen wachsen durch die Membran hindurch in das subepidermale Gewebe. Es schiebt sich tatsächlich zwischen Epidermis und Ringmuskulatur eine neue Schicht ein. Daher besteht die Modifizierung der Epidermis nicht in einer einfachen Verdickung, sondern in der Bildung eines großen, breiten subepidermalen Drüsenlagers.«

Nach FELDKAMP stammen die Drüsenzellen aus der Epidermis, deren Basalmembran sie durchbrechen, um unter dem Epithel die eigentliche Drüschicht des Clitellums zu bilden. FELDKAMP scheidet die epidermalen Drüsenzellen in drei Arten:

1. die grob granulierten Drüsen,
2. die fein granulierten Drüsen,
3. die wabigen Drüsen.

Letztere sind mit Secret gefüllt. Aus diesen Drüsenarten läßt FELDKAMP die drei verschiedenen Drüsen des Clitellums entstehen. Sie sind also schon in der Epidermis differenziert. »Die Entwicklung beginnt zuerst an den Divertikeldrüsen der Geschlechtspolster mit einem Größenwachstum. Die Drüsenzellen verlängern sich, werden breiter, und die Basalmembran wird nach innen gedrängt, wird unregelmäßig und reißt. Nachdem die Geschlechtspolster sich gebildet haben, setzt eine unter den gleichen Erscheinungen vor sich gehende Entwicklung der Elemente der Ventralseite ein. Die grob granulierten und wabigen Drüsen vermehren und vergrößern sich und erhalten ihre endgültige Ausgestaltung nach Durchbrechung der Basalmembran.« Ebenso findet auch die Bildung des Gürtels statt. »Die wabigen und die fein granulierten Elemente wachsen in einzelnen durch Muskelfasern und Bindegewebe getrennten Säulchen unter Durchbrechung der Basalmembran in die Tiefe, begleitet von den grob granulierten Drüsen.«

FELDKAMP meint also, daß er in der subepidermalen Clitellarregion die drei Arten von Drüsenzellen der Epidermis wiederfinde, nur seien sie größer geworden und hätten sich stark vermehrt.

Dieser Anschauung von FELDKAMP, daß es dreierlei Epidermisdrüsen gibt, stehen die Angaben SCHNEIDERS gegenüber, denen ich mich anschließe. Ich betrachte die Epidermisdrüsen als Schleimzellen, die nur je nach ihrem physiologischen Zustande Verschiedenartigkeit

in Form und Inhalt zeigen. Die feinkörnigen Drüsenzellen sind junge Schleimzellen, deren Sekretkörner in Bildung begriffen sind (Abb. 22). Aus ihnen entsteht durch Wachstum der Sekretkörner die grobkörnige Drüsenzelle (Abb. 23). Nun kann man beobachten, daß die Körner



Abb. 22.



Abb. 23.



Abb. 24.

Abb. 22. Junge Schleimzelle. Vergr. 558 fach.

Abb. 23. Reife Schleimzelle. Vergr. 558 fach.

Abb. 24. Beginn der Verklebung der Sekretkörner. Vergr. 558 fach.

durch Quellung vergrößert werden und miteinander verkleben (Abb. 24), und so eine wabige Struktur entsteht (Abb. 25). Man kann dann weiter beobachten, daß oft noch am Rande der Zelle die wabige Struktur erhalten bleibt, während in der Mitte schon ein dicker Secretpfropfen sitzt (Abb. 26). Nunmehr ist die Schleimzelle entleerungsbereit. In

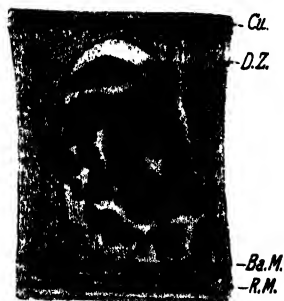


Abb. 25.

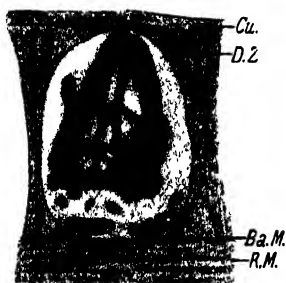


Abb. 26.

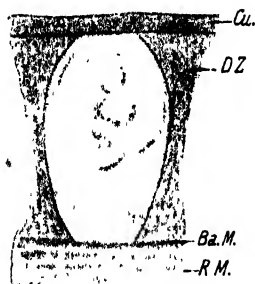


Abb. 27.

Abb. 25. Verklebung der Sekretkörner und Bildung des Secretpfropfens. Vergr. 558 fach.

Abb. 26. Schleimzelle mit Secretpfropfen. Vergr. 558 fach.

Abb. 27. Leere Schleimzelle. Vergr. 558 fach.

der Epidermis trifft man oft derartige leere Schleimzellen (Abb. 27). Abb. 28 zeigt den histologischen Aufbau normaler Epidermis.

Dieser Ansicht von SCHNEIDER und mir steht die FELD KAMPS gegenüber, der meint, daß die wabigen Zellen als einzige Art von epidermalen Drüsenzellen ohne Umbildung ins Clitellum übernommen werden. Dagegen soll aus der reifen, grobkörnigen Schleimzelle die grob granu-

lierte Clitellumzelle entstehen und aus der jungen, feinkörnigen die fein granulierte Clitellumzelle. Die FELDKAMPSche Darstellung kann schon aus dem Grunde nicht zutreffend sein, weil ich seine verschiedenen Sorten von Epidermisdrüsen, d. h. grobkörnige, feinkörnige und wabige nebeneinander im Clitellum gesehen habe. Bei Anwendung der MAL-LORYschen Bindegewebsfärbung zeigen diese Zellen die gleiche blaue Farbe und dokumentieren auch damit ihre Entstehung aus Schleimzellen. Die grob und fein granulierten Clitellumzellen färben sich bräunlich, was gegen ihre Herkunft von den Schleimzellen spricht.

Die Schleimzellen und ihre grobkörnigen, feinkörnigen und wabigen Derivate sind also nicht als besondere Zellen des Clitellums anzusehen. Vielmehr befinden sie sich sowohl in der Epidermis als auch im Clitellum.



Abb. 28. Querschnitt durch die normale Epidermis. Vergr. 558 fach.

Ob die bräunlichen, grob und fein granulierten auf das Clitellum beschränkten Zellen aus embryonal gebliebenen Zellen entstehen, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Vielleicht sind es umgebildete Deckzellen. Jedenfalls fehlen alle Übergänge von Schleimzellen zu Clitellumzellen.

Die Entwicklung des Clitellums geht nach meinen Beobachtungen folgendermaßen vor sich: die Schleimdrüsen werden breiter und länger und durchwachsen die Basalmembran. Die Epidermis zeigt also zunächst eine Verdickung. Nun entstehen unter den Epidermiszellen undifferenzierte Zellen, woraus sich die grob und fein granulierten Clitellumzellen als ganz neue Elemente bilden, die deutlich an ihrer verschiedenen Färbung zu erkennen sind. Sie wachsen jetzt in die Tiefe und bilden das Clitellum. Es ist also die gewöhnliche Epidermis erhalten geblieben. Hinzu kommen als Neubildungen grob und fein granulierte Drüsenzellen.

Die Abb. 29 gibt ein Bild vom histologischen Aufbau eines unreifen Clitellums. Wir sehen in ihr die gewöhnlichen Schleimzellen der Epidermis (Abb. 29, *R.Schl.Z.*, *L.Schl.Z.*) und undifferenzierte Zellen (Abb. 29, *Ud.Z.*). Dazwischen liegen oft schon in Bildung begriffene grob granulierte Zellen (Abb. 29, *G.gr.Z.*), die früher entstehen als die fein granulierten, worauf ich später noch zurückkomme. Die Dickenproportion zur gewöhnlichen Epidermis beträgt 2 : 1 bis 3 : 1.

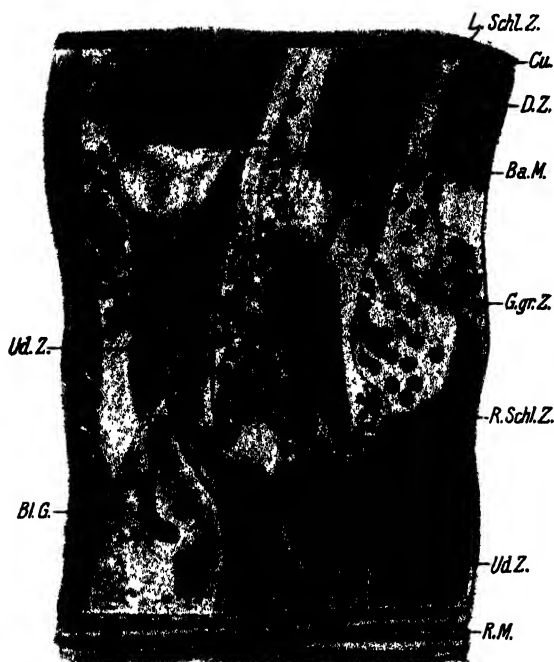


Abb. 29. Querschnitt durch die dorsale Clitellumregion eines nicht geschlechtsreifen Wurmes. Vergr. 558 fach.

Der histologische Aufbau eines reifen Clitellums ist aus Abb. 19 ersichtlich. Nach der oben durchgeführten Unterscheidung der auch in der Epidermis vorkommenden Schleimzellen und der auf das Clitellum beschränkten grob und fein granulierten Zellen ist das Clitellum in den verschiedenen Regionen folgendermaßen aufgebaut:

Region A:

1. Schleimzellen (fein, grob, wabig),
2. grob granulierte Zellen,
3. fein granulierte Zellen.

Region B:

1. Schleimzellen (fein, grob, wabig),

2. grob granulierte Zellen,
3. fein granulierte Zellen.
4. besondere Drüsenzellen, die in der Mitte der Region B liegen,
5. Divertikelzellen.

Region C:

1. Schleimzellen (fein, grob, wabig),
2. grob granuliferte Zellen,
3. Zellen von bindegewebiger Art, mit feinkörnigem Inhalt und großen Nuclei.

Nach der Geschlechtsperiode erfolgt die Rückbildung des Clitellums. Nach FELDKAMP setzt eine »allgemeine Schrumpfung der Drüsen ein. Die Elemente werden kleiner, und die Höhe des Gürtels verringert sich um ein bedeutendes. Die Drüsen des Gürtels bleiben also vollkommen erhalten, und der ‚Abbau‘ ist nur ein Ruhezustand. Später erlangt der Gürtel durch Secretvermehrung und Wachstum seine ursprüngliche Gestalt und Reife wieder«.

Was FELDKAMP als ein rückgebildetes Clitellum beschrieben hat, halte ich für ein in Bildung begriffenes; denn nach meinen Schnitten bleibt bei der Rückbildung des Clitellums nur die Verdickung der Epidermis erhalten, welche auf der bei der Entwicklung erfolgenden Vergrößerung der Schleimzellen beruht. Dagegen verschwinden die Clitellumzellen ganz. Man hat übrigens für die Beurteilung der Frage, ob die erste Entwicklung eines Clitellums begonnen oder ob es die Rückbildung schon vollzogen hat (denn beide Stadien sind ja in gleicher Weise durch die Verdickung der Epidermis gekennzeichnet), ein gutes Criterium in dem Füllungszustand der Receptacula seminis. Sind diese noch völlig leer, so steht der Wurm in der Vorbereitungszeit seiner ersten Geschlechtsperiode und bildet also sein Clitellum zum ersten Male aus. Enthalten dagegen die Receptacula seminis einige wenige Spermien, so ist daraus zu schließen, daß der Wurm eine Geschlechtsperiode bereits hinter sich hat, und sein während der Geschlechtsperiode voll ausgebildetes Clitellum nunmehr rückgebildet hat bis auf die Verdickung der Epidermis. Bei Clitellen, deren charakteristische, granulierte Zellen nicht voll ausgebildet sind, gibt es übrigens auch ein Merkmal, durch das entschieden werden kann, ob es sich um ein Clitellum in Rückbildung oder Neubildung handelt. Bei in Rückbildung begriffenen Clitellen ist der Inhalt der Granulazellen aufgebraucht, sie machen einen geschrumpften Eindruck. (Dasselbe haben GROVE und COWLEY 1927 für die Clitellumzellen nach einer Eiablage bereits festgestellt.) Bei Neubildung von Granulazellen sind diese zwar noch klein,

aber prall mit Sekretkörnern gefüllt. Da das von FELDKAMP beschriebene Clitellum gefüllte Granulazellen zeigt, muß seine Ansicht, daß es sich um ein in Rückbildung befindliches Clitellum handelt, falsch sein.

V. Kastrationsversuche von Harms.

Das Clitellum des Regenwurmes wird als sekundäres Geschlechtsmerkmal angesehen. In der Geschlechtsperiode schwillt es besonders stark an, während es sich in der sexuellen Ruheperiode mehr und mehr rückbildet, aber immer noch gut erkennbar bleibt. Da die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale der Wirbeltiere von den Gonaden abhängig ist, so lag es nahe, auch das Clitellum auf eine solche Abhängigkeit zu prüfen. Die ersten experimentellen Untersuchungen über die eventuellen Beziehungen zwischen Keimdrüse und Clitellum sind von HARMS gemacht worden. Im Vordergrund stand eine besondere Frage der Hormonlehre, ob nämlich die Hormone, die die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale bewirken, von den Keimdrüsen selbst oder den interstitiellen Zellen geliefert werden. Dem Interstitium haben besonders BOUIN (1923), ANCEL (1923) und STEINACH eine große Bedeutung für die Inkretion der Keimdrüsen beigelegt. Nach ihnen haben die Keimzellen nur die Bedeutung der Fortpflanzung, während für die Hormonbildung in den Keimdrüsen nur die interstitiellen Zellen in Frage kommen.

HARMS (1926) widerspricht dieser Ansicht. Er meint, es könne nicht erwiesen werden, daß die Zwischenzellen allein das Secret der Gonaden zu bilden vermögen. Es seien vielmehr die Keimzellen (sezernierende oder degenerierende) selbst, die die Fähigkeit besäßen, das innere Secret für die Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu liefern. Die interstitiellen Zellen nehmen nur dieses Secret als Prosecret auf und bilden es um zum definitiven Secret, um es so dem Blute zuzuführen. Wo die interstitiellen Zellen fehlen, wie z. B. bei den Ovarien der Amphibien und dem BIDDERSchen Organ der Kröten, bedingen die Keimzellen allein die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale und führen das spezifische Secret sofort dem Blute zu. Einen weiteren Beweis versuchte nun HARMS an den Regenwürmern zu erbringen. Er glaubte nämlich, hier eine Keimdrüse ohne Interstitium vor sich zu haben, so daß, falls sich überhaupt eine Abhängigkeit nachweisen ließ, dieselbe von der Keimzelle selbst ausgehen mußte. Hinzu kam das weitere interessante Problem, ob bei der Zwitterigkeit der Regenwürmer die Ausbildung des Clitellums von der männlichen und weiblichen Gonade oder von der des einen Geschlechts abhängig sei.

Seine Untersuchungen stellte HARMS an *Lumbricus terrestris* und *Helodrilus longus* an. Daß das Clitellum irgendwie von den Keimdrüsen abhängig ist, entnahm er daraus, daß es sich in der Paarungszeit nicht entwickelte, wenn er die ganzen Geschlechtssegmente $7/8$ bis $13/14$, also sowohl Hoden als auch Ovarien entfernte. HARMS führte sowohl totale als auch männliche und weibliche Kastration aus. Seine Versuche ergaben, daß das Clitellum sich nicht entwickelte:

1. nach völliger Kastration,
2. nach Exstirpation der Hoden.

Wurden die Hoden belassen, aber die Ovarien entfernt, so entwickelte sich das Clitellum normal. Also sind es die Hoden, die seine Ausbildung bewirken. Das Clitellum ist demnach nach HARMS ein männliches sekundäres Merkmal.

Die Grundlage der auf diesen Versuchen aufgebauten Schlußfolgerungen ist, wie vorher erwähnt, das Fehlen der interstitiellen Zellen beim Regenwurm. Nun referiert aber HARMS selbst in demselben Buch (Körper und Keimzellen, 1926), worin er über die obigen Versuche und deren Resultate berichtet, daß die interstitiellen Zellen der Regenwürmer schon 1905 von BRASIL beschrieben und 1923 nochmals als solche von DEHORNE festgestellt sind. Keineswegs aber widerlegt oder erörtert er diese doch für die Richtigkeit seiner Schlußfolgerungen so wichtigen Tatsachen. Im Gegenteil drückt er sich an anderer Stelle des Buches folgendermaßen aus: »Es scheint mir, als ob diese sogenannten interstitiellen Zellen der Samensäcke von *Stylaria* und *Lumbricus* Follikel- und Nährzellen sind, also höchstens den SERTOLISchen Zellen zu homologisieren wären. Interessant ist jedoch, daß sie eine phagocytaire Rolle spielen, also vielleicht indirekt als Hormonträger wirken und in ähnlicher Weise wie vielleicht die Zwischenzellen im Hoden der Wirbeltiere wirksam werden.«

Aus dieser Darstellung ersieht man, daß die Frage, die HARMS in erster Linie interessierte, ob nämlich die interstitiellen Zellen oder die Keimzellen die Hormone für die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale liefern, durch seine Untersuchungen in keiner Weise geklärt ist. Aber auch die grundlegende Beobachtung, daß das Clitellum in seiner Ausbildung von den Hoden abhängig sei, wird, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, von anderer Seite bestritten.

VI. Kastrationsversuche von Avel.

AVEL hat die HARMSSchen Kastrationsversuche an Regenwürmern wiederholt und erweitert und ist dabei zu ganz anderen Resultaten gekommen.

Als Versuchstiere benutzte er zwar nicht *Lumbricus terrestris* und *Helodrilus longus*, sondern *Allolobophora terrestris* und *Allolobophora caliginosa*, bei denen die Geschlechtsaktivität periodisch ist und in die Wintermonate fällt. Er führte partielle und totale (vier Hoden, acht Vesiculae seminales, zwei Ovarien, zwei Vesiculae ovarum) Kastrationen aus, und zwar die partiellen nur an erwachsenen Tieren, die totalen an erwachsenen (postpuberale Kastration) und an jungen (präpuberale Kastration) vor der Reife. Die Dauer der Experimente betrug 1—2¹/₂ Jahre. Es zeigte sich, daß sämtliche sekundären Geschlechtscharaktere immer wieder erschienen und zwar im Winter, zu einer Zeit, wo auch in der Natur die Würmer geschlechtsreif waren. Sie bildeten sich auch wieder zurück, genau so wie bei den normalen Tieren, so daß es unmöglich war, rein äußerlich Kastraten und Normale zu unterscheiden. Der mögliche Einwand, daß etwa die sekundären Geschlechtscharaktere nach erfolgter Regeneration der Gonaden — wie sie z. B. von WEITZMANN (1928) für *Lumbriculus* erwähnt wird — wieder erschienen, ist dadurch beseitigt, daß sich bei späterer Sektion der Kastraten im allgemeinen keine Gonadenregenerate feststellen ließen.

Es scheinen also die Gonaden und die sekundären Geschlechtscharaktere der Lumbriciden voneinander unabhängig zu sein.

Da nun anderseits an der cyclischen Übereinstimmung von Sexualperiode und Ausbildung des Clitellums kein Zweifel besteht, waren zwei andere Ursachen für die Clitellumbildung denkbar. Entweder konnte der Cyclus der sekundären Geschlechtscharaktere eine autonome Eigenschaft des Gewebes sein, aus dem sie bestehen, oder aber bedingt sein durch Veränderungen in dem inneren Zustand der Würmer. Um diese Möglichkeiten zu prüfen, transplantierte AVEL dorsale und ventrale Teile des Clitellums auf den Rücken eines anderen Tieres, etwas vor das Wirtscitellum. Und zwar schnitt er bei noch infantilen Würmern ein Stück aus der Epidermis an der Stelle, wo sich mehrere Monate später das Clitellum herausdifferenziert haben würde, und transplantierte es auf den Rücken eines erwachsenen Wurmes mit gut entwickeltem Clitellum. Zu einer Zeit, wo die den Entnahmetieren gleichartigen Kontrolltiere noch kein Clitellum zeigten, hatte sich aber das Transplantat auf dem geschlechtsreifen Wurm zu einem überzähligen Clitellum entwickelt, das genau so stark war und sich in demselben Zustand befand wie das Clitellum des Empfängers. Gleiche Transplantationen wurden an Würmern mit entwickeltem und bis zum äußersten rückgebildetem Clitellum angestellt. Das Transplantat befand sich immer in dem Zustand, in dem das Clitellum des Empfängers war.

AVEL transplantierte nicht nur das Clitellum, sondern auch die Träger der anderen sekundären Geschlechtscharaktere (das Drüsengewebe an der Ventralseite der Genitalsegmente und um die Genitalöffnungen herum). Diese Organe, auf den Rücken eines anderen Tieres, das sich in irgendeiner Phase des Geschlechtszyklus befand, transplantiert, entwickelten sich trotz ihrer anormalen Lage immer genau in derselben Weise und zur selben Zeit wie die homologen Organe des Empfängers.

Bei dem Ausfall seiner Experimente ist AVEL natürlich die Ähnlichkeit mit der Wirksamkeit eines Hormons aufgefallen, das aber jedenfalls nicht von den Geschlechtsorganen gebildet werden kann. AVEL spricht daher ganz allgemein von einem besonderen Zustand der Körpersäfte, die rhythmisch die Ausbildung der primären und sekundären Geschlechtscharaktere kontrollieren.

Die Kastraten mit maximaler Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere kopulierten sogar in normaler Weise, und einige legten auch Cocons (natürlich ohne Eier). Je besser die Tiere ernährt wurden, um so länger blieben die sekundären Geschlechtscharaktere erhalten.

AVEL meint, hieraus schließen zu können, daß die Unabhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den Keimzellen, die für die Vertebraten und Insekten schon festgestellt sei, auch bei den Regenwürmern bestehe. »L'indépendance des caractères sexuels secondaires et des cellules germinales, déjà établie pour les vertébrés et les insectes, pourrait donc bien être générale chez les animaux.« Mit der Ansicht, daß bei den Wirbeltieren sekundäre Geschlechtscharaktere und Keimzellen voneinander unabhängig sind, setzt AVEL sich aber in völligen Widerspruch mit der Auffassung vieler anderer Autoren (BOOK, HARMS, VAN OORDT, ZAWADOWSKI).

Bei seinen Experimenten war AVEL schon aufgefallen, daß die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere sehr von der Ernährung abhängig war. Um zu erforschen, inwieweit die Ernährung eine Rolle spielt, stellte er weitere Versuche an und kam dabei zu folgenden Resultaten: Es besteht eine konstante Beziehung zwischen der Quantität der eingenommenen Nahrung und dem Zustand der Geschlechtsdrüsen und der sekundären Geschlechtscharaktere. Immer dann, wenn die Tiere die größte Quantität der Nahrung verzehrten, entwickelten sich die sekundären Geschlechtscharaktere am stärksten und waren gleichzeitig ihre Geschlechtsdrüsen in Tätigkeit. Bei einer beträchtlichen Überernährung wird ganz unabhängig von der Jahreszeit und von

der vorher erreichten Phase des Geschlechtszyclus die Geschlechtsaktivität sofort ausgelöst, und außerdem erreichen die sekundären Geschlechtscharaktere schnell ihre stärkste Entwicklung. Bei Unterernährung hört die Geschlechtsaktivität auf, und die sekundären Geschlechtscharaktere werden rückgebildet, auch in der normalen Sexualperiode. Bei Kastraten reagieren die sekundären Geschlechtscharaktere allein auf die Ernährung. Das Auftreten des ersten Geschlechtszyclus wird durch schlechte Ernährung verzögert, doch können juvenile Tiere nicht vor einem bestimmten Altersstadium durch Überernährung zur Geschlechtsreife gebracht werden.

AVEL schließt nun, daß der Faktor, der die Geschlechtsreife bedingt, möglicherweise ein Hormon ist, das bei jungen Tieren nicht existiert und dessen Erscheinen die Reife kennzeichnet. Es könnte entweder so sein, daß dieses Hormon bei den erwachsenen Tieren beständig abgesondert wird, aber sich nur auswirkt, wenn die Ernährung eine reichliche ist; oder die Secretion des Hormons ist periodisch und dabei noch von der Ernährung abhängig; oder endlich — und das wäre die einfachste Annahme: bloße Ernährungsfaktoren entscheiden über den Eintritt in die Geschlechtsreife. Im letzteren Falle würden mit Eintritt in die Reife die Geschlechtsdrüsen und die sekundären Geschlechtsmerkmale so verändert werden, daß sie von nun an auf jede periodische Veränderung in der Ernährung reagieren.

Endlich hat AVEL durch entsprechende Experimente gezeigt, daß auch die Samentrichter eine cyclische Entwicklung und Rückbildung haben, die zeitlich verbunden ist mit der Aktivität und Rückbildung der männlichen Geschlechtsorgane, ohne von ihnen abhängig zu sein.

VII. Vergleichend histologische Untersuchungen über Gonaden und Clitellum.

Wie wir gesehen haben, haben sowohl HARMS als auch AVEL versucht, auf experimentellem Wege die Abhängigkeit des Clitellums von den Gonaden festzustellen. Sie kamen dabei zu ganz entgegengesetzten Resultaten. Ich habe nun vergleichend histologisch Clitellum und Gonaden untersucht. Ich stellte von jedem Wurm fest, in welchem Reifezustand sich seine Gonaden (männliche und weibliche) befanden. Dann wurde das Clitellum des betreffenden Wurmes untersucht, ob es ein in Bildung begriffenes, ein ausgebildetes oder rückgebildetes war. Hierbei stellte ich folgende Beziehungen fest:

a) Einfluß der Oogenese auf die Clitellumausbildung.

Die Beziehungen zwischen Oogenese und Clitellumausbildung sind leicht zu prüfen, da, wie schon oben erwähnt, die Oogenese lange vor der Spermiogenese einsetzt. Ich hatte unter meinem Material Würmer, bei denen selbst weit entwickelte Oocyten I. Ordnung vorhanden waren. Trotzdem war das Clitellum noch unentwickelt. Als Beispiel möge das Protokoll eines untersuchten Falles dienen: K 11: Spermiogenese ist nicht vorhanden, die Samenblasen beginnen sich zu bilden. Sie sind als kleine Ausstülpungen der Dissepimente zu erkennen. Die Oogenese aber ist in vollem Gange. Alle synaptischen Stadien sind deutlich zu erkennen. Es sind einige Oocyten, die in Wachstum begriffen sind, vorhanden. Das Bild des Ovars entspricht im wesentlichen dem Ovar des geschlechtsreifen Tieres (Abb. 1). Ein Clitellum ist weder makroskopisch noch mikroskopisch zu erkennen. Auch die Tubercula pubertatis fehlen. Dieser Befund hat sich an zehn weiteren Würmern bestätigt.

b) Beziehungen zwischen Spermiogenese und Clitellum.

Nachdem so die Bedeutungslosigkeit der Oogenese für das Clitellum festgestellt ist, können wir bei der Untersuchung der Abhängigkeit des Clitellums von der Spermiogenese die Oogenese auch dann außer Betracht lassen, wenn vorgeschrittene Stadien vorhanden sind. Im Gegensatz zur Oogenese ist das Clitellum im allgemeinen erkennbar, wenn die Spermiogenese im Gange ist. Es ist zwar eine Ausnahme zu verzeichnen, die später an entsprechender Stelle erörtert wird.

Es soll nun zunächst untersucht werden, ob das Einsetzen der Clitellumausbildung bzw. der Grad der Ausbildung des Clitellums in einem konstanten zeitlichen Verhältnis zu dem Fortschreiten der Spermiogenese steht. Zu dem Zwecke vergleichen wir die Clitellen von Würmern mit gleichen Stadien der Spermiogenese und sehen zu, ob auch die Clitellen bei diesen Tieren gleich stark ausgebildet sind. Doch muß man, wie in der folgenden Tabelle geschehen, außer auf die Samenblasen auch auf den Zustand der Receptacula achten. Diese können leer sein, was bei jungen Würmern, die noch keine Geschlechtsperiode durchgemacht haben, der Fall ist; oder sie sind mit Spermatozoen gefüllt, was eine stattgefundene Begattung verrät; oder aber sie können einen verschwindend kleinen Rest von Spermatozoen aufweisen, woraus hervorgeht, daß die Würmer bereits früher eine Geschlechtsperiode durchgemacht haben.

Tabelle 1. In der Samenblase fehlt jegliche Spermiogenese.

Nr.	Receptacula			Clitellum				
	leer	gefüllt	Reste von Spermatozoen	Verdickung der Epid.	undifferenzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dickenverhältnis des Clit. zur Epid.
						grob granulierten Zellen	fein granulierten Zellen	
K 11	+							1 : 1
F 3		+				+	+	5 : 1
O 5		+				+	+	10 : 1
Q 13			+	+	+			2 : 1

Im einzelnen ist die Tabelle folgendermaßen zu verstehen:

K 11 ist, wie das Fehlen der Spermiogenese und die völlige Leere der Receptacula erweist, ein junges Tier, das noch vor jeder Geschlechtsreife steht. Es sind keinerlei Differenzierungen in den histologischen Elementen des Clitellums nachweisbar, und das Dickenverhältnis vom Clitellum zur gewöhnlichen Epidermis ist 1 : 1.

F 3 und O 5 sind Tiere, die sich zwar auch, wie das Fehlen der Spermiogenese zeigt, in augenblicklicher männlicher Geschlechtsruhe befinden, aber wie die Füllung der Receptacula seminis verrät, eine Geschlechtsreife und Begattung gerade hinter sich haben. Es ist ein wenn auch verschieden weit ausgebildetes Clitellum mit grob und fein granulierten Zellen vorhanden.

Q 13 endlich befindet sich auch in der männlichen Geschlechtsruhe; da aber im Receptaculum seminis noch Reste von Spermatozoen zu finden sind, handelt es sich hier um ein Tier, das nicht nur die männliche Geschlechtsreife durchgemacht hat und begattet wurde, sondern auch bei der darauf folgenden Eiablage den Sperma-vorrat im wesentlichen aufgebraucht hat. Es befindet sich also im Ruhestadium zwischen zwei Geschlechtsperioden. Daß dieses Tier wie F 3 und O 5 während seiner vergangenen männlichen Sexualperiode auch ein ausgebildetes Clitellum (wie F 3 und O 5) gehabt hat, ist aus der Verdickung der Epidermis und dem Vorhandensein undifferenzierter Zellen in der Clitellumregion ersichtlich. Das Clitellum ist bis auf eine Dicke von 2 : 1 im Verhältnis zur gewöhnlichen Epidermis zurückgegangen.

Zusammenfassend kann also gesagt werden: Vor der ersten männlichen Geschlechtsreife ist das Clitellum nicht ausgebildet, unmittelbar nach Beendigung derselben aber stark entwickelt, und in

der nun folgenden Geschlechtsruhe geht es bis auf die Epidermisverdickung zurück. Die allgemeinen Beziehungen zwischen Sexualcyclus und Ausbildung des Clitellums sind deutlich zu erkennen, doch ist für das Vorhandensein eines voll ausgebildeten Clitellums der gleichzeitige Ablauf der Spermiogenese nicht erforderlich.

Tabelle 2. In der Samenblase sind Spermatogonien.

Nr.	Receptacula			Clitellum				
	leer	gefüllt	Reste von Spermatozoen	Verdickung der Epid.	undifferenzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dickenverhältnis des Clit. zur Epid.
						grob granuliert Zellen	fein granuliert Zellen	
O 10	+			+	+			2 : 1
N 4		+				+	teilw. leer*	5 ² / ₃ : 1
N 3		+				+	teilw. leer	8 : 1
N 20			+	+	+			2 : 1

* Die teilweise Entleerung der feingranulierten Zellen weist darauf hin, daß kurz vorher eine Eiablage stattgefunden hat, wobei der Inhalt der Zellen aufgebraucht wurde. Auf diese Tatsache komme ich später noch zurück.

Die Tabelle 2 zeigt folgendes:

O 10 ist ein Tier, das im Beginn der ersten männlichen Geschlechtsreife steht, wie einerseits das Vorhandensein von Spermatogonien, andererseits das Fehlen von Spermatozoen in den Receptacula seminis angezeigt. Es ist also etwas weiter wie K 11 in Tabelle 1. Es sind eine Verdickung der Epidermis und undifferenzierte Zellen (künftige Granulazellen des Clitellums) nachzuweisen, so daß das Dickenverhältnis 2 : 1 von Clitellum und Epidermis vorhanden ist.

N 4 und N 3 entsprechen den Tieren F 3 und O 5 der Tabelle 1, d. h. es sind begattete Würmer, nur hat eine neue Spermiogenese phase bereits wieder eingesetzt. Obgleich also die Spermiogenese im Gange ist, ist die Ausbildung des Clitellums nicht besser als bei F 3 und O 5 von Tabelle 1, wo die Spermiogenese fehlte.

N 20 zeigt ein Tier, das im Beginn einer neuen Spermiogenese phase nach der Geschlechtsruhe (Spermatozoenreste in den Receptacula seminis) steht, also etwas weiter in seinem Geschlechtszyclus als Q 13 (Tabelle 1). Trotzdem ist das Clitellum ebenso unentwickelt wie bei Q 13. (Clitellum : Epidermis = 2 : 1):

R 14 hat leere Receptacula seminis und entspricht somit O 10 der Tabelle 2; seine Spermatogenese ist aber bis zur ersten Reifeteilung vorgeschritten. Demnach steht das Clitellum wie bei O 10 im Verhältnis 2 : 1 zur Epidermis. Histologisch sind aber grob granulierte Zellen nachzuweisen, so daß eine gewisse Weiterentwicklung einge-

Tabelle 3. In der Samenblase sind Spermatogonien und Spermatocyten I. vorhanden.

Nr.	Receptacula			Clitellum				
	leer	ge- füllt	Reste von Sperma- tozoen	Ver- dickung der Epid.	undiffe- renzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dicken- verhältnis des Clit. zur Epid.
						grob gra- nulierte Zellen	fein gra- nulierte Zellen	
R 14	+			+	+	+		2 : 1
R 12			+	+	+	+		2 1/2 : 1

leitet ist. Entsprechende Tiere mit gefüllten Receptacula fehlen zufällig in meinem Material.

Dagegen ist R 12 ein Tier, das N 20 (Tabelle 2) entspricht, indem es durch die im Receptaculum vorhandenen Reste von Spermatozoen eine frühere Geschlechtsperiode anzeigt, während die neue Spermiogenese weiter als bei N 20 bis zur ersten Reifeteilung vorgeschritten ist. Die Ausbildung des Clitellums ist etwas besser. Es ist nicht nur die Epidermis verdickt, und es sind undifferenzierte Zellen vorhanden, sondern es sind auch bereits grob granulierte Zellen nachweisbar, und das Dickenverhältnis zur Epidermis ist $2\frac{1}{2} : 1$. Besonders beachtenswert ist, daß dieses vor einem wiederholten Geschlechtszyklus stehende Tier dieselben Clitellumverhältnisse aufweist wie das vor der ersten Geschlechtsperiode stehende Tier R 14.

Bei den Objekten der Tabelle 4 ist die Spermatogenese in vollem Gange, und es werden bereits reife Spermatozoen an die Samentrichter abgegeben. Die Tiere O 9 und R 13 stehen, wie die leeren Receptacula seminis anzeigen, vermutlich vor der ersten Geschlechtsreife. In bezug auf die Ausbildung des Clitellums verhalten sie sich wie R 14 (Tabelle 3). Es fehlen noch die fein granulierten Zellen. Die Dickenproportion ist bei R 13 etwas weiter fortgeschritten (3 : 1).

O 12 ist ein Tier, das R 12 (Tabelle 3) und N 20 (Tabelle 2) entspricht. Es zeigt durch die im Receptaculum vorhandenen Reste von Spermatozoen eine frühere Geschlechtsperiode an. Trotzdem die Sper-

Tabelle 4. In der Samenblase ist volle Spermiogenese vorhanden (Spermatogonien, Spermatocyten I. und II., Spermatiden, reife Spermatozoen). Der Samentrichter ist mit Spermatozoen gefüllt.

Nr.	Receptacula			Clitellum				
	leer	gefüllt	Reste von Spermatozoen	Verdickung der Epid.	undifferenzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dickenverhältnis des Clit. zur Epid.
						grob granulierten Zellen	fein granulierten Zellen	
O 9	+			+	+	+		1 $\frac{1}{2}$: 1
R 13	+			+	+			3 : 1
O 12			+	+	+			3 : 1
L 9		+				+	+	3 $\frac{1}{3}$: 1
E 15		+				+	+	4 $\frac{1}{2}$: 1
N 1		+				+	teilw. leer	6 : 1
F 12		+				+	teilw. leer	6 $\frac{1}{2}$: 1
R 8		+				+	+	7 : 1
K 50		+				+	+	7 : 1
E 16		+				+	+	9 $\frac{1}{2}$: 1
M 5		+				+	+	12 : 1
O 6		+				+	+	12 $\frac{3}{4}$: 1
M 9		+				+	+	13 : 1
O 15		+				+	+	13 : 1
O 13		+				+	+	15 : 1

miogenese der neuen Geschlechtsperiode schon weiter vorgeschritten ist als bei R 12 (Tabelle 3), ist aber das Clitellum noch nicht so weit entwickelt. Es befindet sich noch in demselben Zustand wie bei N 20 (Tabelle 2). Die Epidermis ist verdickt und es sind undifferenzierte Zellen vorhanden. Es fehlen sogar noch die grob granulierten Zellen. Die Dickenproportion beträgt 3 : 1. Wir sehen ferner wieder, daß das vor einem wiederholten Geschlechtszyklus stehende Tier dieselben Clitellumverhältnisse aufweist wie das vor der ersten Geschlechtsreife stehende Tier R 13.

L 9 und O 13 haben eine Begattung vollführt, wie die gefüllten Receptacula zeigen. Diese Tiere haben ein voll ausgebildetes Clitellum. Trotz des gleichen Zustandes von Spermiogenese und histologischer Beschaffenheit des Clitellums ist die Dicke des letzteren außerordentlich verschieden, indem sie von 3 $\frac{1}{3}$: 1 bis 15 : 1 variiert. Damit ist gezeigt, daß, wie schon die starke Ausbildung des Clitellums bei fehlender Spermiogenese andeutete (F 3 und O 5, Tabelle 1), eine feste quantitative Beziehung zwischen Spermiogenese und Clitellumausbildung nicht besteht.

Tabelle 5. In der Samenblase sind reife Spermatozoen, Spermatogonien und Spermatocyten I. Der Samentrichter ist gefüllt (Spermatocyten II. und Spermatoziden fehlen).

Nr.	Receptacula			Clitellum				
	leer	gefüllt	Reste von Spermatozoen	Verdickung der Epid.	undifferenzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dickenverhältnis des Clit. zur Epid.
						grob granulierten Zellen	fein granulierten Zellen	
G 17	+							1 : 1
O 8	+			+	+	+		$2\frac{3}{4} : 1$
M 16		+				+	+	$4\frac{1}{2} : 1$
N 2		+				+	teilw. leer	7 : 1
N 9		+				+	teilw. leer	$11\frac{1}{2} : 1$
M 15		+				+	+	$13\frac{1}{3} : 1$

Die Objekte der Tabelle 5 stellen gegenüber denen der Tabelle 4 insofern ein späteres Stadium dar, als eine Phase der Spermiogenese abgeschlossen ist und soeben eine neue begonnen hat. Von der ersten Phase her sind noch reife Spermatozoen vorhanden, und der Samentrichter ist mit solchen gefüllt. Die zweite Phase ist bis zur Bildung der ersten Reifeteilung gediehen. Es fehlen mithin die zweite Reifeteilung und Spermatoziden.

G 17 und O 8 sind, da die Receptacula leer sind, vermutlich Tiere, die noch keine Begattung durchgemacht haben. Während O 8 wenigstens ein Clitellum hat, dessen Dicke $2\frac{3}{4}$ mal so groß ist wie die der Epidermis, ist bei G 17 das Clitellum völlig unentwickelt, was bei der Höhe der Spermiogenese bemerkenswert ist. Daß das Clitellum nur die Dickenproportion 1 : 1 zur Epidermis aufweist, würde noch verständlich sein, da ja auch O 9 (Tabelle 4) ein in bezug auf die Spermiogenese weit fortgeschrittenes Tier ist, das auch nur die Proportionen $1\frac{1}{2} : 1$ von Clitellum zu Epidermis aufweist. Aber O 9 und die übrigen einschlägigen Tiere R 13 (Tabelle 4), R 14 (Tabelle 3), O 10 (Tabelle 2) zeigen doch immerhin eine entsprechende Differenzierung des Clitellums. G 17 weist dagegen nichts derartiges auf. Es liegt daher nahe, hier an irgendeine Anomalität zu denken, über deren Natur nichts ausgesagt werden kann. Aber was auch vorliege, die Tatsache bleibt bestehen, daß bei G 17 die Spermiogenese keinen Einfluß auf die Ausbildung des Clitellums hat. Hingegen zeigt O 8 eine beträchtliche histologische Differenzierung des Clitellums. Die Epidermis ist verdickt, undifferenzierte Zellen und grob granulierten Zellen sind vor-

handen. Die Dickenproportion vom Clitellum zur Epidermis beträgt $2\frac{3}{4} : 1$.

M 16 bis M 15 verhalten sich in bezug auf histologische und Dickenausbildung des Clitellums übereinstimmend mit der entsprechenden Gruppe L 9 bis O 13 der Tabelle 4.

c) Besprechung der Ergebnisse.

Aus diesen Untersuchungen gehen nun folgende Ergebnisse hervor:

1. Eine feste Beziehung zwischen der vollen Ausbildung des Clitellums und der Spermiogenese besteht nicht. Sogar bei Fehlen jeglicher Spermiogenese kann ein vollständig ausgebildetes Clitellum vorhanden sein (F 3, O 5, Tabelle 1). Andererseits kann es auch wieder bei voller Spermiogenese und gefüllten Samentrichtern recht schwach ausgebildet sein (O 9, R 13, O 12, Tabelle 4).

2. Die Spermiogenese der Regenwürmer findet in Perioden statt, die durch lange Zeiten der Geschlechtsruhe voneinander getrennt sind. Innerhalb der Periode laufen mehrere Phasen schnell hintereinander ab. Eine neue Phase kann einsetzen, bevor noch die in der ersten Phase gelieferten Spermatozoen in die Samentrichter herübergewandert, geschweige denn bei der Begattung abgegeben sind (G 17, M 16, N 2, N 9, M 15, Tabelle 5). Die Produkte beider Phasen kann man dann nur infolge des Fehlens von Zwischenstadien auseinander halten. In anderen Fällen folgt die neue Phase in einem größeren Zwischenraum auf die vorhergehende, etwa wie die Objekte N 4, N 3 (Tabelle 2) zeigen, bei denen die Begattung schon stattgefunden hat. Schließlich kann natürlich die letzte Phase einer Geschlechtsperiode und die erste Phase einer neuen durch eine langandauernde Geschlechtsruhe getrennt sein.

3. In bezug auf das Clitellum ist folgendes festzustellen:

Wie schon auf Seite 540 gezeigt worden ist, beginnt die Oogenese sehr viel früher als die Spermiogenese. Sie steht in keiner sichtbaren Beziehung zur Ausbildung des Clitellums.

Die ersten Anfänge seiner Bildung fallen immer mit dem Eintritt in eine Geschlechtsperiode zusammen; sobald Spermatogonien in der Samenblase vorhanden sind, setzen histologische Veränderungen am Clitellum ein. Es entwickeln sich zu dieser Zeit unter den Epidermiszellen undifferenzierte Zellen (O 10, Tabelle 2), die zur Zeit der ersten Reifeteilung sich zu grob granulierten Zellen umbilden (R 14, Tabelle 3). Im Durchschnitt ist dann das Verhältnis der Dicke des Clitellums zur Dicke der Epidermis $2 : 1$ bis $3 : 1$. In diesem Zustand bleibt das Clitellum, gleichgültig, wie weit die Spermiogenese auch vorgeschritten

sei, d. h. auch wenn Spermatocyten II., Spermatiden und reife Spermatozoen vorhanden und die Samentrichter gefüllt sind. Dagegen zeigen meine Präparate immer dann ein voll ausgebildetes Clitellum (kenntlich am Auftreten der fein granulierten Zellen), wenn die Receptacula seminis gefüllt sind, und zwar auch bei Tieren, bei denen die Spermiogenese gar nicht oder kaum im Gange ist.

Wir können also zwei Phasen der Clitellumausbildung unterscheiden, eine erste, die bis zur Bildung von grob granulierten Zellen führt, und zwar mit dem Beginn der Spermiogenese zeitlich zusammenfällt, aber zu deren weiterem Verlauf in keinem festen Verhältnis steht. Es folgt eine zweite Phase, die ich bei gefüllten Receptacula seminis fand. Diese zweite Phase ist durch die Ausbildung der fein granulierten Zellen gekennzeichnet. Sie sind insofern von besonderer Bedeutung, als sie in erster Linie für die quantitative Ausbildung des Clitellums maßgebend sind.

Man könnte nun meinen, daß die vollständige histologische und morphologische Ausbildung des Clitellums erst nach Füllung der Receptacula seminis einträte, und kausal mit ihr zusammenhinge. Das kann aber nicht der Fall sein, da schon bei der Begattung makroskopisch ein wohlausgebildetes Clitellum sichtbar ist, d. h. es sind nicht nur die lediglich eine geringe Verdickung bedingenden grob granulierten Zellen, sondern auch die fein granulierten entwickelt.

Die volle Ausbildung muß also noch in der Zeit vor der Begattung stattfinden. Da ich anderseits unbegattete Würmer mit gefüllten Samentrichtern immer ohne maximal (durch fein granulierten Zellen charakterisiert) ausgebildetes Clitellum fand, muß in die Zeitspanne zwischen erfolgter Füllung der Samentrichter und Begattung (d. h. Füllung der Receptacula seminis) die volle Ausbildung des Clitellums fallen. Die Tatsache, daß ich bei meinen zahlreichen Objekten kein Tier mit stärkstentwickeltem Clitellum und gefüllten Samentrichtern, aber noch leeren Receptacula seminis fand, spricht dafür, daß die mächtige Entwicklung des Clitellums in der zweiten Phase sehr rasch stattfindet. Jedenfalls ist ein voll ausgebildetes Clitellum nur dann vorhanden, wenn fertige Spermatozoen vorhanden sind. Hierfür kann z. B. auf F 3 und O 5 (Tabelle 1) hingewiesen werden, bei denen ohne eine Spur von Spermiogenese, aber bei gefüllten Receptacula seminis ein deutlich ausgeprägtes Clitellum vorhanden ist, dessen Dickenverhältnis zur Epidermis 5 : 1 und 10 : 1 beträgt. Hier steht die Ausbildung des Clitellums offenbar nicht in Beziehung zur Spermiogenese.

Aber sein Vorhandensein ist wegen der vielen reifen Eier, die jetzt in den Cocons abgelegt werden sollen, von höchster Bedeutung.

Ist die Eiablage zu Ende, beginnt also die geschlechtliche Ruheperiode, wie es Wurm Q 13 (Tabelle 1) zeigt, bei dem in der Samenblase keine Spermiogenese, im Ovar noch kaum reife Oocyten vorhanden und außerdem die Receptacula leer sind bis auf einen verschwindend kleinen Rest von Spermatozoen (aus der letzten Geschlechtsperiode), so ist das Clitellum wieder fast ganz rückgebildet. Die grob und fein granulierten Zellen sind verschwunden, die Epidermis aber bleibt verdickt.

In diesem Zustand bleibt das Clitellum, bis der Anfang der Spermiogenese für die nächste Geschlechtsperiode einsetzt. Dann beginnt der Wiederaufbau und zwar mit der Bildung der grob granulierten Zellen, also genau in derselben Weise wie bei jungen Würmern bei Eintritt der ersten Geschlechtsreife. Der Wiederaufbau des Clitellums geht aber, was aus N 20 (Tabelle 2), O 12 (Tabelle 4) und R 12 (Tabelle 3) zu ersehen ist, über das Stadium der grob granulierten Zellen so lange nicht hinaus, wie nicht erneut die Periode zwischen der Füllung der Samentrichter und der Begattung eingetreten ist. Damit wäre der Cyclus geschlossen.

Tabelle 6. In den Receptacula sind Reste von Spermatozoen.

Nr.	Samenblase			Clitellum				
	Spermato- gonien	Sperma- tognien + 1. Reifeteilg.	Volle Spermiogenese	Verdickung der Epid.	undifferenzierte Zellen	vollst. ausgebildetes Clitellum		Dickenverhältnis des Clit. zur Epid.
						grob granulierten Zellen	fein granulierten Zellen	
N 20	+			+	+			2 : 1
R 12		+		+	+	+		2 $\frac{1}{2}$: 1
O 12			+	+	+			3 : 1

Die in der Tabelle angeführten Tiere haben in den Receptacula einen Rest von Spermatozoen.

Objekt N 20 zeigt in der Samenblase Spermatogonien. Im Clitellum sind eine Verdickung der Epidermis und undifferenzierte Zellen nachweisbar, wie bei Objekt O 10 (Tabelle 2). Die Dickenproportion ist dieselbe wie bei O 10 vor der ersten Reife (2 : 1).

Objekt R 12 zeigt in der Samenblase Spermatogonien und erste Reifeteilung. Wie zu erwarten finden wir auch wie bei Wurm R 14

(Tabelle 3), der dieselben Spermiogeneseverhältnisse aufweist, aber vor der ersten Begattung steht, nur grob granulierte Zellen.

Bei Objekt O 12 ist in der Samenblase volle Spermiogenese. Im Clitellum sind im Gegensatz zu R 12 die grob granulierten Zellen noch nicht vorhanden, sondern es sind nur eine Verdickung der Epidermis und undifferenzierte Zellen nachweisbar, wie es auch der Fall sein kann bei Tieren vor der ersten Begattung, wie O 9 und R 13 (Tabelle 4) zeigen, wo bei gleichen Stadien der Spermiogenese einmal die grob granulierten Zellen da sind (O 9), ein andermal aber fehlen (R 13).

Wir haben bisher gezeigt, daß bei der ersten Bildung eines Clitellums kurz vor der ersten Begattung und bei jeder Neubildung des Clitellums kurz vor einer Begattung am Anfang einer neuen Geschlechtsperiode die gleichen histologischen Vorgänge sich vollziehen. Ganz ähnliche Erscheinungen sieht man übrigens auch innerhalb einer Geschlechtsperiode zwischen erfolgter Abgabe eines Eisatzes und erneuter Eiablage, wie das Tier N 4 (Tabelle 2) zeigt: Die Receptacula sind gefüllt. Das Verhältnis des Clitellums zur Epidermis beträgt $5\frac{2}{3} : 1$. Die grob granulierten Zellen sind gefüllt, die feinen größtenteils leer. Dieselben Verhältnisse sind bei N 3 (Tabelle 2), N 1, F 12 (Tabelle 4) und N 2, N 9 (Tabelle 5) zu finden. Diese Tiere zeigen ein Stadium unmittelbar nach einer Eiablage, bei der der Inhalt der Clitellumzellen verbraucht wird. GROVE und COWLEY (1927) haben nun festgestellt, daß bei der Coconbildung die Schleimzellen die Schleimtube bilden, die grob granulierten Zellen die Coconmembran, und die fein granulierten Zellen das Eiweiß, das sich im Cocon befindet. Sie haben Würmer direkt nach der Eiablage fixiert und gefunden, daß sowohl die Schleimzellen als auch die grob und fein granulierten Zellen des Clitellums leer waren. Die Beschreibung von GROVE und COWLEY paßt völlig auf meine Objekte. Man sieht, daß sich zuerst die grob granulierten Zellen wieder füllen und erst später die fein granulierten, genau wie die erste Entwicklung und jede Neubildung des Clitellums vor sich geht.

Können nun die Ergebnisse von AVEL und HARMS unseren Resultaten eingegliedert werden? Wie wir gesehen haben, handelt es sich um zwei Phasen der Clitellumentwicklung. Es wäre nun sehr leicht denkbar, daß das Einsetzen der Spermiogenese und die erste Phase der Clitellumausbildung im Sinne AVELS von einem übergeordneten Faktor, etwa der Ernährung abhängt. Im Gegensatz zu diesem langsamen Heranwachsen des Clitellums steht aber die rapide Ausbildung und das Wachstum desselben in der zweiten Phase durch Ausbildung der fein granulierten Zellen. Man kann vielleicht sagen, daß das Clitel-

lum erst in dieser Phase zu einem typischen sekundären Geschlechtsmerkmal wird. Es wäre nun möglich, daß die zweite Phase im Gegensatz zur ersten auf hormonale Beeinflussung durch die fertigen Spermatozoen beruht. Ob AVELS Untersuchungen diese Möglichkeit widerlegen, kann erst entschieden werden, wenn festgestellt ist, ob die Clitellen, welche AVEL trotz Kastration erhielt, auch die zweite Entwicklungsphase durchgemacht haben. Aus seinen bisher veröffentlichten Arbeiten ist dieses nicht zu ersehen, denn sie enthalten weder histologische Bilder noch eine Angabe darüber, was er unter einem voll ausgebildeten Clitellum versteht.

Vielleicht erklärt sich nunmehr der Gegensatz in den Untersuchungen von HARMS und AVEL folgendermaßen:

AVEL beobachtete trotz Kastration die Entwicklung des Clitellums. Vielleicht hat er diese schon als vollzogen angesehen, wenn das Clitellum äußerlich erkennbar war, also die erste Phase der Ausbildung erreicht hatte. Er mußte infolgedessen zu dem Resultat kommen, daß sich das Clitellum unabhängig von den Keimdrüsen entwickelt.

HARMS dagegen fand, daß die Clitellumbildung nach der Kastration ausblieb. Er hat zwar keine histologischen Untersuchungen durchgeführt, sieht aber vielleicht die Entwicklung des Clitellums erst dann als vollständig an, wenn es äußerlich stark angeschwollen ist, also die zweite Phase der Ausbildung erreicht hat. Da dieses Stadium aber vielleicht (!) im Gegensatz zur ersten Phase von der Anwesenheit reifer Spermatozoen abhängig ist, und bei ihrem Fehlen entsprechend ausbleibt, so mußte er im Gegensatz zu AVEL zu dem Resultat kommen, daß die Ausbildung des Clitellums von dem Vorhandensein der Hoden abhängig sei.

Die in der Einleitung ausgesprochene Annahme, daß hier experimentell Vorgänge komplexer Natur geprüft wurden, als ob sie ein einheitlicher Vorgang wären, scheint also berechtigt zu sein. Eine eingehende Kenntnis der normalen Vorgänge ist die Voraussetzung für die Anwendung des Experiments.

Zusammenfassung.

1. Die Oogenese beginnt sehr viel früher als die Spermiogenese, noch vor Bildung der Samenblasen. Die Oogonienteilungen finden im Cölomepithel statt. Die Zellen, die in das Ovar hineinwachsen, sind Oocyten I., die sich im Stadium der präsynDETischen Interphase befinden.

2. In der Spermiogenese teilen sich die ganzen Spermatogonienfollikel bis zum Zwei- oder Einzellenstadium. Es lassen sich hier genau

so wie in der Oogenese alle Stadien der Synapsis analysieren, das Leptotän, Pachytän, und außerdem die Metaphase der ersten und die Metaphase der zweiten Reifeteilung. Die Spermiogenese der Regenwürmer findet in Perioden statt, die durch lange Zeiten der Geschlechtsruhe voneinander getrennt sind. Innerhalb der Periode laufen mehrere Phasen schnell hintereinander ab.

3. Im Clitellum befinden sich unverändert die Schleimzellen der Epidermis in ihrem verschiedenen physiologischen Zustande: feinkörnig (junge Schleimzelle), grobkörnig (reife Schleimzelle), wabig (sehr reife Schleimzelle, kurz vor der Entleerung). Die grob und fein granulierten Clitellumzellen entstehen nicht aus diesen Schleimzellen. Die Entwicklung des Clitellums beginnt mit einem Wachstum der Schleimzellen. Sie werden breiter und länger und durchwachsen die Basalmembran. Es bilden sich undifferenzierte Zellen, aus denen die grob und fein granulierten Clitellumzellen entstehen. Im Clitellum bleibt die gewöhnliche Epidermis erhalten, hinzu kommen als Neubildungen grob und fein granuliert Zellen.

4. Die Oogenese steht in keiner sichtbaren Beziehung zur Ausbildung des Clitellums. Während derselben ist in der Epidermis keine histologische Veränderung festzustellen.

5. Es besteht nur eine feste Beziehung zwischen dem Einsetzen der ersten Clitellumphase und dem Beginn der Spermiogenese zu Beginn einer Geschlechtsperiode. Bei Vorhandensein von Spermatogonien bilden sich undifferenzierte Zellen, bei der ersten Reifeteilung die grob granulierten Zellen. Bei weiterem Fortschreiten der Spermiogenese (Spermatiden, reife Spermatozoen) ist aber dann kein weiteres Fortschreiten in der vollständigen Ausbildung des Clitellums (zweite Phase) festzustellen. Die Ausbildung der zweiten Clitellumphase geschieht also unabhängig von der Spermiogenese als solcher. Sie findet statt in der Zeit zwischen der Füllung der Samentrichter und der Begattung. Nach erfolgter Begattung bleibt das Clitellum, solange in den Receptacula seminis Spermatozoen vorhanden sind, also Eiablage stattfinden kann, in seiner vollständigen Ausbildung erhalten, ganz unabhängig davon, ob in der Samenblase irgendeine Phase der Spermiogenese abläuft oder nicht.

6. In der geschlechtlichen Ruheperiode ist das Clitellum bis auf eine kleine Verdickung der Epidermis zurückgebildet. Die grob und fein granulierten Zellen sind verschwunden.

7. Es ist möglich, daß die erste Phase der Clitellumbildung und

die Spermiogenese im Sinne AVELS von einem übergeordneten Faktor abhängen, die zweite Phase aber auf hormonale Beeinflussung von seiten der reifen Keimdrüsenprodukte beruht.

Erklärung der Figurenbezeichnung.

<i>Ba.M.</i> , Basalmembran;	<i>Pr.I.Ooc.I.</i> , präsynDETISCHE Interphase, Oocyten I,;
<i>Bl.G.</i> , Blutgefäß;	<i>R.M.</i> , Ringmuskulatur;
<i>Cu.</i> , Cuticula;	<i>R.Schl.Z.</i> , reife Schleimzelle;
<i>D.Z.</i> , Deckzelle;	<i>Sp.K.</i> , spindelförmige Kerne;
<i>F.gr.Z.</i> , fein granuliertte Zelle;	<i>Syn.</i> , Synapsis;
<i>G.gr.Z.</i> , grob granuliertte Zelle;	<i>Syn.Z.</i> , Synapsiszone;
<i>J.Schl.Z.</i> , junge Schleimzelle;	<i>Ud.Z.</i> , undifferenzierte Zelle;
<i>K.Schl.Z.</i> , körnige Schleimzelle;	<i>W.Schl.Z.</i> , wabige Schleimzelle;
<i>L.Schl.Z.</i> , leere Schleimzelle;	<i>W.Z.</i> , Wachstumszone;
<i>Pl.F.</i> , Plasmafaden;	<i>Z.Pl.</i> , centrale Plasmamasse.

Literatur.

- ANCEL, P. et BOUIN, P., 1923: Les cellules séminales ont-elles une action sur les caractères sexuels? Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 89, Nr. 21.
- ANDREWS, E. A., 1895: Conjugation of the brandling. Amer. Natural. Vol. 29.
- AVEL, M., 1927: Caractères sexuels secondaires et glandes génitales chez les Lombriciens. Cpt. rend. de la Soc. de Biol. Tome 96, Nr. 14.
- 1927: Expériences de transplantation sur les caractères sexuels secondaires des Lombriciens. Cpt. rend. de la Soc. de Biol. Tome 97, Nr. 27.
- 1928: Nutrition et sexualité chez les Lombriciens. Cpt. Rend. des séances de l'Académie des Sciences. Tome 186, Nr. 25.
- 1928: La castration, chez les Lombriciens, n'empêche pas l'évolution des caractères sexuels secondaires, anatomiques et physiologiques. Cpt. Rend. des séances de l'Académie des Sciences. Tome 187.
- 1928: Sur le rôle du clitellum dans la sécrétion du cocon chez les Lombriciens. Bulletin de la Société Zoologique de France. Tome 53, Nr. 5.
- 1928: Sur le déterminisme humoral des caractères sexuels secondaires anatomiques externes chez les Lombriciens. Cpt. Rend. des séances de la Société de Biol. Tome 99.
- 1928: Sur la physiologie de l'appareil génital mâle des Lombriciens. Cpt. Rend. des séances de la Soc. de Biol. Tome 99.
- BEDDARD, F. E., 1895: A Monograph of the Order of Oligochaeta. Oxford.
- BĚLAŘ, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaft. Lieferung 5 (1, B).
- BERGH, S. R., 1886: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.

- BOCK, F., 1927: Kastration und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Teleostiern. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 130.
- BOUIN, P. et ANOEL, P., 1923: A propos du rôle de la glande interstitielle du testicule. *Cpt. Rend. des séances de la Soc. de Biol.* 88, Nr. 11.
- BLOOMFIELD, J., 1880: On the Development of the Spermatozoa. *Journal of microscopical science.* N. S. Vol. 20.
- BRASIL, L., 1905: La résorption phagocytaire des éléments reproducteurs dans les vésicules séminales de *Lumbricus terrestris*. *Cpt. rend. Acad. Sc. Paris.* Tome 140.
- BUGNION, E. et POPOFF, N., 1904: La spermatogenèse du *Lombric*. 6me Congr. international de Zoologie. *Cpt. Rend. des séances.* Berne.
- — 1905: La spermatogenèse du *Lombric terrestris*. *Archives de Zoologie expérimentale et générale.* 3. Bd.
- CALKINS, G. N., 1895. The spermatogenesis of *Lumbricus*. *Journal of Morph.* Vol. 11.
- CERFONTAINE, P., 1890: Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du *Lombric terrestris*. *Archives de Biol.* 10.
- CLAPARÈDE, E., 1869: Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (*Lumbricus terrestris* S.). *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 19.
- COLE, F. J., 1893: Notes on the Clitellum of the Earthworm. *Zool. Anz.* Bd. 16.
- 1894: Notes on the Clitellum of the Earthworm. *Zool. Anz.* Bd. 17.
- DEHORNE, M. A., 1923: Les cellules interstitielles dans le testicule d'Annelides, *Stylaria* et *Lumbricus*. *Cpt. Rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences.* 176, Nr. 23.
- DEPDOLLA, PH., 1905: Untersuchungen über die Spermiogenese von *Lumbricus terrestris*. *Zool. Anz.* Bd. 28.
- 1906: Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese vom Regenwurm (*Lumbricus terrestris*). *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 81.
- v. ERLANGER, R., 1896: Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 47.
- FELDKAMP, J., 1924: Untersuchungen über die Geschlechtsmerkmale und die Begattung der Regenwürmer. *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. 46.
- FOOT, K. and STROBELL, E. C., 1902: The Spermatozoa of *Allolobophora foetida*. *Am. Journ. of Anat.* Bd. 1.
- — 1910: Pseudo-Reduction in the Oogenesis of *Allolobophora foetida*. *Arch. f. Zellforschung.* Bd. 5.
- GROVE, A. J., 1925: On the Reproductive Processes of the Earthworm *Lumbricus terrestris*. *Quart. Journ. of Micr. Sci.* 69.
- 1927: The Passage of the Spermatozoa into the Cocoon in the Brandling Worm (*Eis. foet.*). *Quart. Journ. of Micr. Sci.* 71, Nr. 283.
- and COWLEY, L. F., 1926: On The Reproductive Processes of the Brandling Worm, *Eisenia foetida* (SAV.). *Quart. Journ. of Micr. Sci.* 70.
- — 1927: The Relation of the Glandular Elements of the Clitellum of the Brandling Worm (*Eis. foet.*) to the Secretion of the Cocoon. *Quart. Journ. of Micr. Sc.* 71, Nr. 281.
- HARMS, W., 1914: Experimentelle Untersuchungen über die innere Secretion der Keimdrüsen und deren Beziehungen zum Gesamtorganismus. Gustav Fischer, Jena.

- HARMS, W., 1926: Körper und Keimzellen. In: Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere. Berlin, Springer.
- HERRING, E., 1857: Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8.
- HESSE, E., 1909: Quelques particularités de la Spermatogenèse chez les Oligochètes. Archives de Zoologie expérimentale. Série IV, Tome 10.
- R., 1894: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.
- HOFFMEISTER, W., 1845: Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig.
- HORST, R., 1876: Die Lumbricidenhypodermis. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. deel IV.
- LANKESTER, E., 1864: Anatomy of the Earthworm. Transact. of the Micr. Soc. London.
- MICHAELSEN, W., 1900: Oligochaeta. In: Das Tierreich. 10. Lieferung. Vermes. Berlin, R. Friedländer und Sohn.
- MONNÉ, L., 1925: Heterochromosomen bei *Allolobophora foetida*. Bulletin international de l'Académie Polonaise des Sciences et de Lettres. Cracovie.
- 1927, 1928: Untersuchungen über die Chromosomengarnituren in den somatischen Zellen des Regenwurmes *Allolobophora foetida*, EISEN. Bulletin international de l'Académie Polonaise des Sciences et de Lettres. Cracovie (9). Tome 97.
- VAN OORDT, G. J., 1925: The Relation between the Development of the Secondary Sex Characters and the Structure of the Testis in the Teleost, *Xiphophorus Helleri*. British Journal of Experimental Biology. Bd. 3.
- PERRIER, E., 1875: Note sur l'accouplement des lombrics. Arch. de Zool. Exper. et Gen. Tome 4.
- SCHNEIDER, K. C., 1908: Histologisches Praktikum der Tiere. Jena, Gustav Fischer.
- D'UDEKEM, J., 1862: Mémoire sur les Lombriciens. Mém. Acad. roy. de Belg.
- VEJDOVSKY, F., 1884: System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
- VOGT, C. und YUNG, E., 1888: Vergleichende Anatomie. Braunschweig. Bd. 1.
- WEITZMANN, W., 1928: Einige Bemerkungen über die Regeneration der Gonaden bei *Lumbriculus*. Zool. Anz. Bd. 78, Heft 9/10.
- ZAWADOWSKI, M., 1926: Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Moskau 1922. Zit. nach ESSENBERG, J. M.; Biological Bulletin. Bd. 51.

Beitrag zur postembryonalen Entwicklung der *Amphilina foliacea* (Rud.), nebst einer Bemerkung über die Laboratoriumskultur von *Gammarus pulex* (L.).

Von

Dr. Karel Rašín.

(Aus dem Institute für allgemeine Zoologie und Parasitologie der
Tierärztlichen Hochschule in Brünn (Tschechoslowakei).

Mit 11 Abbildungen im Text.

Während meines Aufenthaltes an der Biologischen Wolgastation in Saratow, im Sommer 1928, hatte ich, dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. JANICKI, Gelegenheit, seine erfolgreichen Experimente zu verfolgen, durch welche die postembryonale Entwicklung der *Amphilina* aufgeklärt worden ist. Es haben sich damals von den Amphipoden: *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.), *Gammarus platycheir* G. O. SARS, *Corophium curvispinum* G. O. SARS, von den Schizopoden: *Metamysis strauchi* G. O. SARS, als Zwischenwirte erwiesen. Mit anderen Malakostraken wurde infolge Materialmangels nicht experimentiert.

Zurückgekehrt nach Brünn, wandte ich meine Aufmerksamkeit den Parasiten des *Acipenser ruthenus* L. aus der Donau in der Tschechoslowakei zu. Da sich infolge zahlreicher *Amphilina*-Invasionen bei diesen Fischen die Gelegenheit zum Wiederholen der Experimente bot, unternahm ich Infektionsversuche am *Gammarus pulex* (L.) und *Carinogammarus roeseli* (GERVAIS). Herrn Prof. JANICKI danke ich herzlichst für die Anregung zu dieser Arbeit.

Sämtliches Fischmaterial bezog ich vom hiesigen Markt, wohin die Donausterlets, in Eis verpackt, in sehr frischem Zustande, manchmal sogar noch atmend ankommen. Der Magen ist gewöhnlich mit Nahrung vollgefüllt, die Parasiten sind lebend. Von den im Oktober und November 1928 untersuchten 26 Fischen waren 8 Stück (30,8%), in denen sich insgesamt 15 Parasiten vorfanden, mit *Amphilina* infiziert. Im Jahre

1929 konnte ich im ganzen 84 Sterlets sezieren, darunter 36 infizierte (43%). Die Ausbeute betrug 109 Amphilinen, 59 Individuen waren vollreif; in reines Wasser gebracht, legten sie viele *Lycophora* enthaltende Eier ab. Vergleicht man diese Ziffern mit den von JANICKI (7) festgestellten, so sieht man, daß der Donausterlet etwa in derselben Prozentzahl — eher noch stärker — wie der Wolgasterlet von *Amphilina* befallen ist. Zu beachten ist noch, daß JANICKI vorwiegend kleine untermäßige Fische untersuchte, die häufiger infiziert sein sollen, wogegen in meinem Materiale (Marktfische) mehr als 50% ein Gewicht von $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ kg hatten.

Die Laboratoriumskultur von *Gammarus pulex* (L.).

Bevor ich an die eigentlichen Versuche herantrete, will ich kurz über das Züchten des *Gammarus pulex* im Laboratorium berichten. Aus der Abhandlung WAGLERS im Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (ABDERHALDEN) ist zu ersehen, daß keine verlässliche Zuchtmethod des gemeinen Flohkrebse bekannt ist, und dies veranlaßt mich, meine praktische Erfahrung auf diesem Gebiete hier zu schildern. Der Erfolg hängt von folgenden Bedingungen ab: 1. Einer möglichst großen Oberfläche des seichten, nur 1—3 cm tiefen Wassers, welche eine künstliche Ventilation oder einen Wasserwechsel unnötig macht; es ist aber für rechtzeitige Ergänzung des verdunsteten Wassers zu sorgen. 2. Der Boden im Kulturbecken soll in seiner Zusammensetzung den natürlichen Verhältnissen entsprechen und viel Calciumcarbonat enthalten. Eine Bepflanzung ist nicht nötig. Die Tiere finden das nötige Versteck in der oberen Detritusschicht des Bodens. 3. Es wird vorwiegend mit pflanzlicher Nahrung gefüttert, rasch faulende Stoffe müssen vermieden werden.

Unter diesen Maßnahmen wird auch die Temperatur von 25° C im Sommer gut vertragen. Meine an Fenstern aufgestellten Kulturen waren täglich etwa 2 Stunden der Nachmittagssonne ausgesetzt. Im Winter schwankte die Wassertemperatur zwischen 10—15° C.

Als vorzügliche Behälter haben sich zu diesem Zwecke viereckige emaillierte Schüsseln, mit einer Grundfläche 50 × 50 cm oder 70 × 70 cm, und einer Wandhöhe von 8 cm, bewährt. Die in einem Forellenbache mit Drahtseih gefangenen Flohkrebse wurden samt dem Bodensatz in Gläsern gesammelt, ohne Wasser nach Hause gebracht und in die schon mit Wasser gefüllte Schüssel geschüttet. Es ist sehr wichtig, eine der Größe der Zuchtschüssel entsprechende Menge der gröberen Bodenaufschwemmung gleichzeitig mitzunehmen, die teils pflanzlichen (mace-

rierte, ausgelaugte Nadelblätter, Grashalme, Fallaub und andere Pflanzenteile), hauptsächlich aber anorganischen (Sand, möglichst viel Kalksteinkrusten) Ursprunges ist. Die organischen Bestandteile, als natürliche Nahrung der Flohkrebse, dürfen keinesfalls überschüssig vorhanden sein.

Ist es nötig, die Flohkrebse aus dem frischgebrachten Material zu isolieren, so wird folgendermaßen vorgegangen. Das Glas mit der Beute wird mit Wasser angefüllt, in ein größeres tiefes Gefäß gestellt, in welches dann so viel Wasser hineinkommt, bis der Rand des inneren Glases untertaucht. Bald verlassen fast alle Flohkrebse das innere Gefäß und können dann durch vorsichtiges Seihen gesammelt werden. Ähnlich geht man vor, wenn z. B. einer starken Infektion (*Cystoopsis*) wegen in einem Versuche viele Tiere eingegangen sind und das Übersetzen der übrigen Flohkrebse nötig ist. Schonendes Ausfischen der Versuchstiere wird sonst mit Hilfe eines in die Kultur eingelegten Algengeflechtes vollzogen, an dem sich jene bald ansammeln.

Wie schon angedeutet, sind die Flohkrebse einer frischen Kultur für einige Zeit mit genügender Nahrung versehen. Später wird ihnen nach Bedarf trockenes Fallaub, Torfmoos, frische, in Aquarien vorkommende Fadenalgen, *Chara*, *Elodea*, *Vallisneria* vorgelegt. Rohes Fleisch wurde nie verfüttert, wohl aber lebende Tubificiden. Unter den beschriebenen Verhältnissen gedeihen die Flohkrebse vorzüglich. Man kann mehrere Generationen züchten.

Meine erste Kultur wurde im Februar 1929 angelegt. Zum Besetzen eines Beckens benutzte ich etwa 100 Flohkrebse verschiedener Größe, um möglichst viele junge Versuchstiere zu gewinnen, was auch gelungen ist. Diese ganze Kultur, die endlich zu einem Infektionsversuche Verwendung fand, wodurch sie im Januar 1930 bis auf etwa zehn mittelgroße gesunde Tiere dezimiert wurde, vermehrte sich nachher wieder. Sie wurde erst unlängst aufgehoben, zu welcher Zeit aber ihre Bevölkerung die Zahl 30 nicht mehr überstieg, was den Lebensbedingungen, der Größe des Raumes usw. entsprechen dürfte. Es muß betont werden, daß die ausgewachsenen Exemplare den freilebenden nicht in der Größe nachstehen.

Ähnlich, ja sogar noch besser, weil in ganz kleinen Gefäßen züchtbar, vermehrt sich in der Gefangenschaft *Synurella ambulans* (F. MÜLLER). Mit dem *Carinogammarus* kann ich noch keinen dauernden Erfolg verzeichnen.

Künstliche Infektion von *Gammarus* und *Carinogammarus* mit *Amphilina*-Eiern.

Der erste Fütterungsversuch, welchen ich schon Ende des Jahres 1928 auf ähnliche Art und Weise wie JANICKI mit mehr als 100 Stück frisch gefangener, meist erwachsener *Gammarus pulex* vorgenommen hatte, zeitigte keine befriedigenden Resultate. Trotz großer Menge des verwendeten Infektionsmaterials (reife, im Wasser abgelegte *Amphilina*-Eier), fand ich im ganzen nur drei Flohkrebse infiziert, und zwar unter denen, die in den ersten 10 Tagen nach Versuchsbeginn untersucht wurden. Obwohl der verbliebene Teil, d. i. ein Drittel der Versuchstiere, erst nach 3—4 Wochen sehr genau mikroskopisch im zerzupften Zustande untersucht wurde, waren keine älteren Entwicklungsstadien des Parasiten zu finden. Während der ganzen Frist waren die Verluste an Versuchstieren sehr gering.

Im nächsten Sommer (2. VIII. 29) wiederholte ich den Versuch, indem ich die Parasiteneier zu einer mehrere Monate im Laboratorium gehaltenen *Gammarus*-Kultur beimischte, in der sowohl erwachsene als auch sehr junge, kleine Tiere vorhanden waren. Um möglichst alte Stadien zu bekommen, gab ich (nach ganz negativen Resultaten während der ersten Tage) die Untersuchung vorläufig auf. Bei einer sorgfältigen Durchmusterung der ganzen Kultur 60—70 Tage nach dem Versuchsbeginn, konnte man schon nach makroskopisch sichtbaren Merkmalen sechs kleine Flohkrebse isolieren, die je eine entwickelte, bewegliche junge *Amphilina* enthielten. Die mikroskopische Untersuchung etwa 100 anderer Tiere verschiedener Größe fiel negativ aus. Die sehr geringe Anzahl der infizierten Flohkrebse ließ darauf schließen, daß die *Amphilina*-Eier von den Versuchstieren sehr wenig angenommen wurden. Schon in dem ersten Versuche war nach 3 Tagen die Hauptmasse der vorgelegten Eier am Boden des Gefäßes festzustellen, obwohl während dieser Zeit absichtlich nicht gefüttert wurde.

Ein am 20. IX. 29 folgender kleiner Versuch bestätigte die obige Vermutung: Je 25 junge, nicht über 8 mm lange Krebschen, aus der schon erwähnten Laboratoriumskultur stammend, wurden in zwei Glaswannen mit wenig Wasser und vielen *Amphilina*-Eiern ohne jegliche Nahrung untergebracht. Als ich am nächsten Tage ein Drittel der Tiere untersuchte, war noch keine Infektion zu konstatieren. Da man beobachten konnte, daß an den Gliedern der Flohkrebse zahlreiche Parasiteneier hafteten, wurden die Reste der untersuchten Tiere den noch lebenden als Nahrung gereicht. Am nächstfolgenden Tage, nach dem Wassärwechsel, wurde mit pflanzlicher Fütterung begonnen. Seit dieser

Zeit, während der 20tägigen Versuchsdauer, fanden sich alle Tiere, bis mit fünf Parasiten auf einmal, infiziert. Die Infektion ist augenscheinlich durch die mit den toten, zerzupften Flohkrebse aufgenommenen Eiern zustande gekommen.

Gleichzeitig mit dem eben beschriebenen Experimente wurde ein ebensolcher Fütterungsversuch an 30 mittelgroßen *Carinogammarus roeseli* angestellt, der ganz ähnlich verlief. Bis zum 16. Tage verfolgte ich die Entwicklung der *Amphilina* in diesen Krebschen. Einzelne Stadien waren immer ein wenig größer als die gleichalten aus dem *Gammarus pulex*, was wahrscheinlich mit der bedeutenden Größe der verwendeten Carinogammaren zusammenhängt. Es infizierte sich etwa die Hälfte der Versuchstiere.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die losen *Amphilina*-Eier keine Anziehungskraft für die Flohkrebse besitzen, daß sie nur zufällig mit der Nahrung aufgenommen werden. Diese Erfahrung benutzte ich nun mit bestem Erfolge in einem weiteren Versuche vom 4. X. 29, in dem dieselbe Kultur Verwendung fand, welche im Sommer nur sechs infizierte Tiere lieferte, die seit 20. IX. mit *Cystoopsis*-Larven leicht infiziert war und jetzt aus etwa 250 kleinen, in der Gefangenschaft ausgebrüteten und vielen großen Flohkrebse bestand. Die von acht großen reifen Amphilinen gewonnenen Eier, in wenig Wasser mit dem frischen Enddarminhalt des Sterlets gemischt, wurden vorsichtig, um das Aufwühlen des Bodens zu vermeiden, auf die ganze Fläche der Zuchtsschüssel verteilt. Dabei gelang es, fast 70% der kleinen, zu Beginn des Versuches im gestreckten Zustande unter 8 mm langen Flohkrebse zu infizieren. Größere Tiere infizieren sich selten. Dank der Beschaffenheit der Lebensverhältnisse in den anfangs beschriebenen Zuchtbecken, gingen während der ganzen Beobachtungszeit von 15 Wochen nur sehr wenige Gammaren ein, trotzdem einzelne Tiere gewöhnlich mit zwei, oft mit drei, sogar mit fünf Parasiten behaftet waren.

Eine relativ starke Infektion wurde auch im nächsten, mit wenig Material durchgeführten Versuche vom 30. XI. 29 erzielt.

Zuletzt habe ich am 12. IX. 30 eine der Gefangenschaft angepaßte, frische Kultur — vorwiegend junger Flohkrebse unter 8 mm Länge — direkt mit zerschnittenen, reifen Amphilinen gefüttert. Diese wurden lebhaft angenommen und es stellte sich eine starke Infektion ein.

Zusammenfassend kann ich folgende Bedingungen, die zur künstlichen Aufzucht der *Amphilina* im *Gammarus pulex* nötig sind, angeben:

1. Die Verwendung junger, höchstens 8 mm langer, am besten in der Laboratoriumskultur ausgebrüteter Tiere. Frisch gefangenen Krebs-

chen müssen sich erst vor dem Versuche an die neuen Bedingungen gewöhnen, um freßlustig zu sein.

2. Passende Lebensverhältnisse, damit die Versuchstiere monatelang am Leben bleiben. Siehe die Beschreibung meiner *Gammarus*-Kulturen dieser Abhandlung.

3. Frisches Infektionsmaterial — angegeben schon von JANICKI (7).

4. Die Verabreichung der *Amphilina*-Eier, vermischt mit einer beliebten Nahrung der Flohkrebse (frischer Fischkot), oder einfacher Verfütterung zerschnittener reifer Amphilinen.

Durch die von mir ausgeführten Experimente ist es bewiesen, daß auch *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeseli* Zwischenwirte der *Amphilina foliacea* sind. *Gammarus pulex* soll im Donaugebiete überall vorkommen¹. Es ist mir außerdem gelungen, das bisher im Experimente nicht erreichte, auf den Fisch übertragbare Stadium der *Amphilina* im Zwischenwirte zu erzielen. Auf seine Beschreibung werde ich weiter unten zurückkommen.

Entwicklung und Wachstum von *Amphilina* im Zwischenwirt.

Was die Entwicklung und das Wachstum im Zwischenwirte anbelangt, kann ich folgendes hervorheben. Präpariert man gleichzeitig mehrere Parasiten aus, so findet man nicht nur Unterschiede in der Größe der einzelnen Individuen, sondern auch in deren Entwicklungsstufe — so namentlich bei älteren Stadien —, die sich teilweise durch das Vorhandensein mehrtägiger Infektionsmöglichkeit, bei gegebener Versuchsanordnung, erklären lassen. Weiter muß ich eine langsamere Entwicklung in meinen Versuchen feststellen, soweit ich mit den von JANICKI gezüchteten Stadien einen Vergleich ziehen kann; so z. B. konnte ich das Entstehen beweglicher Protuberanzen am Vorderende des Körpers — von JANICKI am 29. Tage beobachtet — im Versuche vom 4. X. 29 erst an 40 Tage alten Stadien feststellen. Die Ursache dürfte hauptsächlich in der Verschiedenheit der Versuchstemperaturen liegen. JANICKI verzeichnet eine Wassertemperatur von 17—20° C, wogegen in meinem zum Vergleich genommenem Versuche die Temperatur während der ersten 6 Wochen zwischen 17—15° C schwankte, später sogar bis auf 10° C herunterging. Eine noch mehr verspätete Entwicklung trat im Versuche vom 30. XI. ein. Die Temperatur schwankte zwischen 15—10° C. Das lebhaft bewegliche, blattförmige Stadium mit grubchenhafter Oberfläche, welches im Sommer nach 60 Tagen (2. VIII. 29 — früher wurde nicht untersucht), im Versuche

¹ Fauna Regni Hungariae. Bd. 3. 1918.

vom 4. X. nach 70 Tagen gefunden wurde, wurde diesmal erst nach 80 Tagen erreicht.

Eine Verzögerung gegenüber den Versuchen JANICKIS erweist sich auch im Größenwachstum der Parasiten. Die Unterschiede sind aus nachstehenden Ziffern ersichtlich.

Tage seit dem Versuchsbeginn	<i>Gammarus pulex</i> (L.) Inf. 4. X. 1929, Temp. 17—15—10° C	<i>Gammarus platycheir</i> G.O. Sars <i>Dikergammarus haemobaph.</i> (EICHW.) Sommervers. 1928 — JANICKI Temp. 20—17° C
2 (JANICKI 1—5)	0,12 mm × 0,06 mm	0,144 mm × 0,55 mm
16 (11)	0,21 mm × 0,13 mm	0,782 mm × 0,374 mm
23	0,38 mm × 0,26 mm Stich ins rötliche	über 1 mm lang, graubräunliche Farbe
26	0,57 mm × 0,25 mm erdnußförmig*	
32 (29, 32)	1,00 mm × 0,3 mm	bis 2 mm lang, erdnußförmig*, Stich ins rötliche, bewegliche Protuberanzen am Vorderende, Cuticula glatt
40	1,5 mm × 0,4 mm deutlich rotbraun gefärbt, bewegliche Protuberanzen am Vorderende, Oberfläche glatt	(dürfte die Vollreife im Zwischenwirte erreichen. JANICKI 7, S. 122)
69	2—4 mm lang, lebhaft beweglich, grübchenhafte Oberfläche	

* Der längliche, an beiden Enden abgerundete Körper trägt eine oder auch mehrere Einschnürungen, die als Abdrücke der segmentalen Muskulatur des Wirtes zu deuten sind. Siehe auch JANICKI, Textfig. 3. Sie verleihen diesem Stadium eine erdnußförmige Gestalt.

Die Größenunterschiede hängen teils mit der langsameren Entwicklung in meinen Versuchsreihen infolge der schon erwähnten niederen Wassertemperatur zusammen, sie sind jedoch auch auf die meist geringe Größe der der Infektion leicht zugänglichen jüngsten *G. pulex* und auf die fast ausschließlich pflanzliche Kost derselben, kaum jedoch auf die Artverschiedenheit der Versuchstiere zurückzuführen.

Das vollentwickelte Stadium von Amphilina im Zwischenwirt.

Ich will jetzt einiges über das vollentwickelte, im Zwischenwirte gezüchtete Stadium mitteilen. Meine Beschreibung nach dem lebenden Material und den mit Alauncarmin gefärbten Totalpräparaten, kontrol-

liert teilweise noch nach Schnittserien, beschränkt sich auf die gröberen anatomischen Verhältnisse. Eine erschöpfende Studie ist von Herrn Prof. JANICKI zu erwarten, was er sich bereits in seiner Arbeit vorbehalten hat. Zu diesem Zwecke überlasse ich ihm mein Material, welches zum Vergleich mit seinen in den Fischen gefundenen ähnlichen Entwicklungsstadien der *Amphilina* dienen soll.

Die größte von mir aus dem *Gammarus pulex* gewonnene, 15 Wochen alte *Amphilina* war im leicht gestreckten Zustande 4 mm lang, 1,5 mm breit. Sonst waren die meisten Parasiten halb so groß, manche sogar noch kleiner. Es ließ sich eine Abhängigkeit von der Größe des Wirtes und von seiner Parasitenanzahl als Regel feststellen. Der Körper des freien Wurmes ist dorsoventral abgeplattet, seine Dicke nimmt gegen die Ränder stark ab. Sein Mittelfeld zwischen den Längsnerven ist weniger durchsichtig als die Seitenränder, der Rüssel und das äußerste Hinterende. Die blattförmige Grundgestalt mit breiterem Hinter- und etwas schmalerem, zu einem Rüssel umgewandelten Vorderende ändert sich ununterbrochen wegen der lebhaften Bewegungen. Die Locomotion geschieht in folgender Weise: Einer mächtigen Vorwärtsstreckung des Vorderkörpers folgt ein peristaltisches Nachschieben der inneren Körpermasse in der Art nach, daß die Kontraktion der Ringmuskulatur, durch eine Erschlaffung ersetzt, als Welle nach hinten läuft. Bevor sie das Hinterende erreicht, setzt vorne schon eine neue Streckung ein (Abb. 1). Der schließlich gestreckte Hinterkörper wird immer angezogen. Das Tier ist auch in umgekehrter Richtung der Lokomotion fähig. Eine Ortsänderung setzt die Reibung des Körpers mit der Umgebung voraus, wobei die grubchenhafte Skulptur der Oberfläche eine wichtige Rolle spielt. In physiologischer Kochsalzlösung (0,75%) am glatten Boden einer Petrischale, der keinen Anhalt bietet, kommt wohl unsere kleine *Amphilina* kaum von der Stelle. Besser geht es schon unter einem Deckglas. Im Fischkörper, in oder zwischen den Organen sind die Bedingungen noch viel günstiger, außer der grubenhaften Körperoberfläche kann hier auch der Rüssel, über den noch gesprochen wird, zur Geltung kommen.

Die Beweglichkeit ist wohl von der Entwicklung der Muskulatur abhängig. Schwache träge Krümmungen der Körperenden, besonders des Hinterkörpers, waren schon am 30. Entwicklungstage zu konstatieren. Später nimmt die Bewegungsfähigkeit zu. An den 6 Wochen alten Parasiten ist sie noch kaum so entwickelt, um Ortsbewegung zu ermöglichen. Erst die über 2 Monate alten Stadien waren ähnlich wie die reifen *Amphilinen* aus dem Fischkörper, jedoch viel lebhafter be-

weglich. Nach dem Herauspräparieren aus dem Flohkrebse nimmt mit zunehmender Bewegungsfähigkeit der am Ende des 1. Monates noch sackförmige Körper die mehr und mehr dorsoventral abgeflachte Form des reifen Fischparasiten an.

Das Vorderende der *Amphilina* erregte immer die Aufmerksamkeit der Autoren. Seine Vorstülpbarkeit war schon WAGENER bekannt und wurde von BREMSER abgebildet (zitiert nach PINTNER 12), die das Gebilde für einen Saugnapf hielten. Von einem Saugnapf redet auch GRIMM und SALENSKY. SALENSKY spricht ihm die Bedeutung als Locomotions- und Anheftungsorgan ab. COHN, der die Anwesenheit eines Saugnapfes leugnet, hielt das Rüssellumen fälschlich für eine Excretionsblase. Ähnlich wie SALENSKY äußert sich auch HEIN. Die richtige Deutung des Organes als eines vorstülpbaren Rüssels fand zuerst PINTNER. Ihm schließen sich POCHE, JANICKI und FUHRMANN an.

Die Beobachtungen an dem lebenden, beweglichen Stadium aus dem Zwischenwirte können zur Klarheit unserer Ansichten auf den tatsächlichen Zustand und die Funktion des *Amphilina*-Rüssels beitragen. Ich erinnere, daß die Untersuchungen bisher

vorwiegend am konservierten Materiale gemacht wurden. Bei den kleinsten *Amphilinen* steht der Rüssel in einem anderen Größenverhältnis zu dem übrigen Körper, als es bei den reifen Fischparasiten der Fall ist, da



Abb. 1. *Amphilina foliaceu*. Momentaufnahme eines 12 Wochen alten Individuums aus dem Flohkrebse. Das Vorderende, im Begriff sich neu zu strecken, hat eichelförmige Gestalt, bedingt durch die Spannung der Haut über der Anschwellung des Stranges von Frontaldrüsenausführungsgängen hinter dem Rüssel.

Vergrößert 40 ×.

seine Masse im Laufe des ungeheueren Körperwachstums relativ klein bleibt und die Uterinöffnung in seiner Nachbarschaft mit der Reproduktion zur mächtigen Ausbildung gelangt.

Der Rüssel wird durch das verschmälerte, durchsichtige, normal zur Hälfte eingestülpte Vorderende gebildet, hat dabei eine stumpfkegelartige, dorsoventral schwach abgeflachte Form, bei einem 2 mm langen Tiere etwa $0,15 \times 0,15$ mm. Im Umriß grenzt er sich, namentlich bei starker Ausstülpung, von dem breiteren Körper sichtbar ab. Die Cuticula seiner inneren Wand, als eingestülpte Fortsetzung der Körpercuticula, ist in acht bis zehn mächtige, regelmäßig angeordnete Längsfalten zusammengelegt, deren Kanten als parallele Linien deutlich sichtbar sind. Der freie Rand, an dem sich die Falten in die Außenwand ausbreiten, bekommt dadurch ein gefrästes Aussehen (Abb. 2, 3). Das

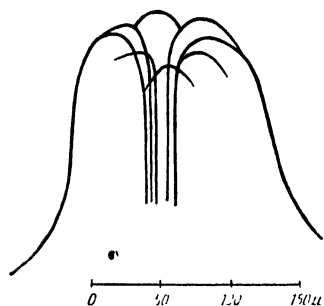


Abb 2 Rüssel einer 15 Wochen alten über 2 mm langen *Amphilina* aus *Gammarus pulex*, im normalen Zustande. Nach dem Leben entworfen

Rüssellumen ist sternförmig, mit Ausnahme der terminalen trichterförmigen Verbreiterung gleichmäßig sehr schmal, fast ganz geschlossen. Von einem Secretreservoir ist in diesem mit der Cuticula ausgekleideten Teil kaum zu sprechen. Der Grad der Einstülpung wechselt vorübergehend während der Bewegung. Bei dem Vorwärtsstrecken des Körpers kann sich der Rüssel vollständig vorstülpen - - zu beobachten, wenn sich der Wurm im engen Raume unter einem Deckglase befindet ---, beim Nachschieben des Körpers stülpt er sich im

Gegenteil stärker als normal ein. Man kann ihm deshalb, wenigstens bei jungen Amphilinen, eine saugnapfähnliche Tätigkeit nicht absprechen, die unter natürlichen Bedingungen im Fischkörper sicher zur Ortsbewegung beiträgt. Der vollständig eingestülpte Rüssel ist für den Ruhezustand der *Amphilina* im Zwischenwirte charakteristisch. Der Mund ist dann immer etwas bauchwärts gerichtet.

Die am Vorderende seines 29 Tage alten Stadiums der *Amphilina* aus dem Zwischenwirte von JANICKI festgestellten und abgebildeten Vorwölbungen deuten eine Phase der Rüsselbildung an.

Die Hauptmasse des Körpers wird durch einen mächtigen Drüsenkomplex gebildet, der seitwärts durch die Nervenstämme abgegrenzt wird und von dem Rüssel bis zu den Embryonalhäkchen nach hinten reicht. Er bildet, wie bekannt, zwei Schichten, eine ventrale und eine dorsale, zwischen denen die Windungen des Uterus und die Hodenbläs-

chen gelagert sind. Einzelne Drüsenzellen haben eine birnförmige Gestalt, etwa $35 \times 25 \mu$, laufen in einen fadenförmigen, nach vorne zum Rüssel sich ziehenden Ausführungsgang aus. Der kugelige Kern, etwa 12μ im Durchmesser, liegt oft mehr näher dem Halse der Zelle. Das anfangs homogene Protoplasma der Zellen bekommt bei den beweglichen Stadien — durch die beginnende Secretbildung — eine feinkörnige Struktur. Ein feinkörniges Secret füllt auch die Ausführungsgänge der Zellen auf, die sich zu einem median liegenden Strang verbinden, welcher in der vorderen Körperhälfte eine sehr deutliche Gestalt bekommt und im Boden der Rüsselhöhle endet. Das gebildete Secret staut sich in den feinen, stellenweise varicos erweiterten Gängen, sammelt sich namentlich in ihren Enden. Es dürfte auch zum teilweisen Zusammenfließen der Nachbargänge in ihren Endabschnitten kommen. Durch Stauung des Secretes bekommt der Strang knapp unter dem Rüssel eine auffallende keulenartige Anschwellung (Abb. 9), die auch JANICKI (8) an den jüngsten Stadien aus Fischen beobachtete. Diese Anschwellung verursacht, daß während des Vorwärtstreckens das Vorderende mit dem Rüssel eine eichelartige Form annimmt (Abb. 1).

Der Vorrat des Secretes, welchem JANICKI eine histolytische Wirkung zuschreibt, würde also der *Amphilina* beim Eindringen aus dem Verdauungstractus des Fisches in dessen Leibeshöhle sehr nützlich sein. Aus dem Rüssel des lebenden Tieres tritt dickflüssige, lichtbrechende Secretmasse aus, die manchmal in feine Tropfen verteilt ist.



Abb. 3. Drei verschiedene Querschnitte durch das Vorderende eines 10 Wochen alten Stadiums mit fast ganz eingestulpten Rüssel. Die Schnittebene ist nicht rein quer geteilt. Faltung der inneren Rüsselwand gut sichtbar. Cuticula gequollen. Am Körperende erkennt man die abkapselnden Zellen des Wirtsorganismus. FRENZEL HEIDENHAIN-Eosin. Ein Maßteil gleich 0,01 mm

Die Beziehung der Drüsen zum Rüssel war schon LANG — zitiert nach COHN und PINTNER — bekannt. Er fand ihre Ausführungsgänge im Retractor des »Saugnapfes« auf. Bei PINTNER und POCHE finden wir Näheres über diese Organe von *Amphilina*. PINTNER homologisiert sie mit den Frontaldrüsen der Tetrarhynchen und ähnlichen Gebilden am Vorderende zahlreicher Trematoden und Turbellarien, er hebt ihren Charakter eines phylogenetisch alten Organes auf. SALENSKY sah in dem zum »Saugnapf« ziehenden Strange nur einen muskulösen Retractor. Drüsenzellen beschreibt er zwar, erkannte aber nicht ihren drüsigen Charakter.

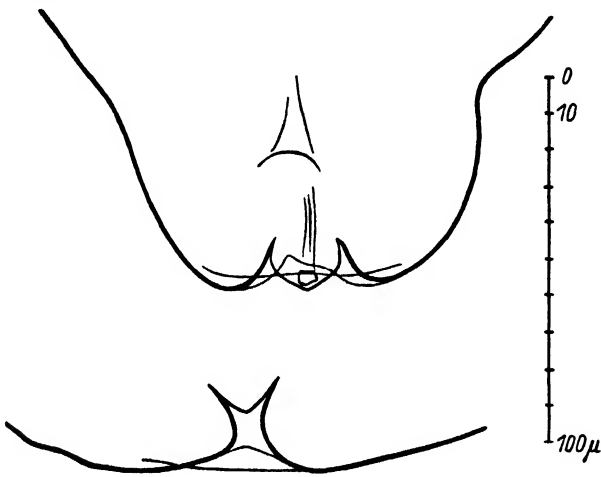


Abb. 4. Das Hinterende zweier, über 10 Wochen alten, beweglichen Stadien in verschiedenen Einstülpungszuständen. Optisches Profil, von der Bauchseite gesehen, mit Hilfe des Zeichenapparates nach den Totalpräparaten entworfen. Der dorsale Rand der Einsenkung ist deutlich nach vorne eingebogen. Winzige Genitalpapille, deren Cuticula feiner als die des übrigen Körpers ist, tritt in der Tiefe der Einstülpung scharf hervor. In der oberen Abbildung ist auch die Lage der trichterförmigen Excretionsöffnung (an der Rückenseite) angedeutet.

Ohne sonst auf den feineren Bau des *Amphilina*-Körpers näher eingehen zu wollen, möchte ich doch anführen, daß es bei dem entwickelten Stadium aus dem Zwischenwirte, ähnlich wie bei der *Lycophora* (JANICKI), zwei, möglicherweise sogar drei Frontaldrüsenkategorien gibt, was die nach MALLORY gefärbten Schnitte beweisen. Diese Färbemethode liefert sehr schön differenzierte Bilder aller Gewebe von *Amphilina*. Das Material war mit FRENZEL-Flüssigkeit fixiert. Relativ wenige, vorwiegend in der Vorderhälfte des Körpers liegende Zellen färbten sich schön hellblau. Die Hauptmasse erscheint stark rot, ein anderer Teil violett gefärbt. Die letzten zwei Farbtöne dürften vielleicht nur verschieden reifen Zellen ein und derselben Kategorie angehören.

Das breitere, im Umriß mehr abgerundete Hinterende des Tieres läuft etwas kielartig in einen unter Umständen durch seitliche Einschnürungen gegenüber dem anderen Körper abgegrenzten, zugespitzten winzigen Endteil aus (männliche Genitalpapille nach ПОЧЕ), auf dessen Ende der männliche Ausführungsgang mündet. Auch das Hinterende stülpt sich oft ein, und zwar zu einem in der Sagittalebene liegenden Spalt, welcher die Tiefe der normalen Rüsselhöhle erreichen kann, in den die Genitalpapille (Abb. 4), bei starker Einstülpung auch der Excretionsporus hineingezogen werden.

Die typische grubchenhafte Oberflächenskulptur, welche am reifen Fischparasiten schon von den frühesten Autoren beobachtet wurde, bildet sich auch schon während der Entwicklung im Zwischenwirte, und zwar gleichzeitig mit der Locomotionsfähigkeit und den Kalkkörperchen aus. Die polygonalen Grübchen werden von zarten, ziemlich scharfen, miteinander zu einem Gitternetz sich verbindenden Kämmchen voneinander getrennt. Auf der Abb. 5 tritt die Anordnung der Grübchen zu transversalen Reihen gut hervor.

Die Oberfläche des Rüssels ist glatt. JANICKI verzeichnet keine ähnliche Beobachtung an den ältesten Entwicklungsstadien seiner Versuche, da diese noch zu jung waren, hat aber an den jüngsten Würmern aus der Leibeshöhle der Fische eine netzartige Beschaffenheit der Oberfläche bereits angelegt gefunden. Die Gestaltung der Oberfläche der *Amphilina* dürfte, wie oben angedeutet, in erster Linie der Locomotion dienen.

Unter den beweglichen Exemplaren überwiegt der rotbraune Ton in verschiedenen Abstufungen, erinnernd an die Färbung der Larven des Kratzers *Pomphorhynchus laevis* (MÜLL.) aus demselben Zwischen-



Abb. 5. Tangentiallängsschnitt eines 10 Wochen alten Stadiums. Gequollene Cuticula läßt die grubchenhafte Skulptur der Körperoberfläche deutlich zum Vorschein kommen. Die überwiegende Anordnung der Grübchen in Querreihen ist gut sichtbar. FRENZEL; HEIDENHAIN und Eosin. Ein Maßteil gleich 0,01 mm.

wirte. Beginnende Rotfärbung konnte ich, übereinstimmend mit JANICKI, schon in der vierten Entwicklungswoche feststellen. Der Farbenton stammt von schwacher diffuser Färbung der Gewebe und von kleinen, aus feinen (unter $1\ \mu$), intensiv roten Granula, bzw. Tropfen bestehenden Schollen, die sich besonders zahlreich im vorderen und hinteren Körperdrittel vorfinden. Durch die Einwirkung von Chloroform fließen die Granula in größere Tropfen zusammen. Im ältesten, über 3 Monate alten Material fand ich jedoch auch hellgelbliche bis pigmentlose Individuen, zweimal sogar gleichzeitig mit einem anderen, rötlichen Exemplar in demselben Wirt nebeneinander. Das dürfte beweisen, daß die weiße Farbe weder von der Größe, noch von dem physiologischen Zustande des Wirtes abhängig ist. Unter den jüngeren Entwicklungsstadien, zur Zeit des Auftretens von Kalkkörperchen und der Beweglichkeit, fand ich unpigmentierte Exemplare nie vor. Solche waren immer sehr beweglich, mit gut entwickelter innerer Organisation. Da sich außerdem bei einigen ältesten Individuen das Blaßwerden der roten Tropfen (Granula) beobachten ließ, vermute ich, daß die Pigmentlosigkeit eine Begleiterscheinung sehr vorgeschrittener Reife sein dürfte. Keinesfalls soll das aber bedeuten, daß der Parasit nicht bereits früher auf den definitiven Wirt übertragbar wäre. Meiner Ansicht nach kann sich der Fisch mit jedem Stadium infizieren, sobald es locomotionsfähig ist. Die kleinsten, von JANICKI im Wolgaschiff gesammelten Amphilinen zeigten noch Spuren der rötlichen Färbung.

An den frisch herauspräparierten Exemplaren ist die Cuticula immer feststellbar, erscheint im optischen Profil des Körperrandes als eine scharfe, homogene, stark lichtbrechende Kontur. Sie überzieht die ganze Oberfläche, setzt sich in die Excretionsblase und Rüsselhöhle fort, ist höchst elastisch und vollkommen durchsichtig. Sehr überrascht war ich deshalb durch die Bilder der zum Zwecke des Studiums der Abkapselung hergestellten Schnitte. Es handelte sich um 2—3 $\frac{1}{2}$ Monate alte Stadien, die mit FRENZEL-Flüssigkeit fixiert waren. Anstatt der feinen Cuticula fand ich einen bis $8\ \mu$ dicken Überzug von einer fein dichtkörnigen, stellenweise vakuolisierten Struktur (Abb. 3, 5, 11), die sich mit Methylenblau nach LÖFFLER intensiv dunkelviolett färbte und nachher mit Alkohol sehr schwierig zu entfärben war. Unter der so veränderten Cuticula konnte man an geeigneten Stellen, als äußere Begrenzung der Hautschicht, ein sehr feines Häutchen nachweisen. Daß es sich tatsächlich um die durch die Einwirkung der Fixationsflüssigkeit veränderte Cuticula handelt, beweist schon die Lage der abkapselnden Zellen des Wirtskörpers, die der Cuticula des lebenden Parasiten dicht

anliegen. Über die Abkapselung werde ich noch weiteres berichten. Außerdem konnte ich mich überzeugen, daß auch reines Wasser eine ähnliche Quellung der Cuticula bewirkt. Diese Beobachtung habe ich wiederholt an mäßig mit Deckglas gepreßten Objekten bei einer 800-fachen Vergrößerung gemacht.

Äußerst empfindlich ist die Cuticula des noch wenig beweglichen Stadiums mit beginnender Kalkkörperbildung. Ersetzt man die physiologische Kochsalzlösung durch Wasser, so beginnt die Cuticula bald zu quellen, verdickt sich ziemlich gleichmäßig auf etwa $5\ \mu$, verliert ihr Lichtbrechungsvermögen und bekommt eine homogene, dicht feinkörnige Struktur. Die Oberfläche bleibt glatt, von einem zarten Häutchen gebildet. Unter der gequollenen Cuticula liegt eine feine Membran als Begrenzung des eigentlichen Körpers. Später entstehen in der Cuticularschicht Vakuolen, die rasch wachsen, das Oberflächenhäutchen nach außen dehnen, im Diameter über $50\ \mu$ erlangen. Sie sind mit heller Flüssigkeit gefüllt, die zahlreiche, BROWNSche Bewegung zeigende, feine Körnchen enthielt. Die Nachbarvakuolen fließen zusammen und zerplatzen. Nach dem Verschwinden der Cuticula zerreißt leicht die schon erwähnte begrenzende Körpermembran. Im Laufe aller dieser Veränderungen färbt sich die Cuticula und ihre Zerfallsprodukte intensiv mit Methylenblau. Daß die beschriebenen Erscheinungen nicht vielleicht durch bloßen Druck des Deckglases verursacht sind, ergibt sich aus einer andersartigen Reaktion der Cuticula auf ein hypertonisches, durch langsames Eintrocknen des Präparates bedingtes Medium, wo sich der Druck des Deckglases stärker geltend macht. Auch unter dieser Bedingung wird die Cuticula dicker, es tritt aber in ihrer Struktur eine radiäre feine Strichelung auf, auf einer Art von Poren beruhend. Indem die Dicke weiter zunimmt, entstehen aus den feinen Räumen lichtere, mit heller Flüssigkeit gefüllte Kammerchen. Die Wandungen bleiben lichtbrechend, was beim Blick auf die Oberfläche gut hervortritt. Die Oberfläche hat eine wabenartige Zeichnung, die einzelnen Felder haben im Durchmesser etwa $2,5\ \mu$, bei der Höhe der Kammer bis zu $4\ \mu$. Die Begrenzung der Feldchen, die Kammerwandungen im Grundrisse, sehen wir als glänzendes Gitter. Später verschwinden stellenweise die Zwischenwände, es bilden sich Gruppen von größeren, über $5\ \mu$ breiten, über $10\ \mu$ hohen Kammern mit aufgetriebenen Decken.

Auch in der Cuticula älterer, rege beweglicher *Amphilina*-Stadien entstehen ähnliche Veränderungen, jedoch viel langsamer. Ein solches Stadium kann sogar mehrere Minuten im Wasser verbleiben, ohne daß

es zum Quellen der Cuticula kommt. Aber auch in der physiologischen Kochsalzlösung quillt seine Cuticula auf und zerfällt innerhalb 24 bis 48 Stunden. Der Wurm verliert dann seine Durchsichtigkeit, seine Beweglichkeit und geht ein.

Ob und wie weit sich an den Veränderungen der Cuticula auch vielleicht die Epithelzellen (HEIN) beteiligen, deren Plasmakörnchen eine ähnliche Avidität zum Methylenblau wie die gequollene Cuticula aufweisen, kann ich nicht entscheiden. Meine obigen Erfahrungen stimmen mit der PINTNERSchen Ansicht überein, daß durch die Reinigung mit Flüssigkeit, auch mit physiologischer Kochsalzlösung, die Cuticula der *Amphilina* beschädigt werden kann. Verhältnismäßig gut wird die Cuticula durch 10% Formol und 90% Alkohol fixiert.

Die ersten Kalkkörperchen finden sich zu einer Zeit vor, wo der Rüssel schon entwickelt ist und die ersten ausgiebigen Bewegungen der Körperenden sich einstellen. Später nehmen sie mit fortschreitender Beweglichkeit des Parasiten an Zahl und Größe zu. Sie liegen dicht, ziemlich gleichmäßig verteilt, nahe unter den Muskelschichten, sowohl auf der Rücken- als auch der Bauchseite. Im Rüssel konzentrieren sich die Kalkkörperchen um die Stelle der tiefsten Einstülpung, wo sie sehr zahlreich vorhanden sind. Während der maximalen Vorstülpung des Rüssels erscheinen sie deshalb in seinem freien Ende. Sonst kommen sie in diesem Organ spärlich vor. Das Körperende hinter der Excretionsöffnung ist frei von ihnen. Sie weichen von dem bei erwachsenen Würmern bekannten Typus ab. Es sind mehr oder weniger runde, etwas lichtbrechende Gebilde, bei einem über 3 Monate alten Stadium haben die größten 5—10 μ im Diameter und zeigen einen scheinbar homogenen Bau. Sie lösen sich durch die Einwirkung schwacher Essigsäure auf, sie verkleinern sich langsam bis zum Verschwinden, ohne daß dabei Gasbläschen gebildet werden. Ein heller, ihrer Gestalt entsprechender, mit Flüssigkeit gefüllter Raum bleibt zurück.

Eine spontane Auflösung der Kalkkörperchen ist zu beobachten, wenn der Wurm unter einem Deckglas gepreßt gehalten wird. Dieser Vorgang ist dadurch bemerkenswert, daß er im Inneren des Gebildes beginnt. Im optischen Profil sieht man zuerst kleine Vakuolen im Kranze zwischen dem Zentrum und der Oberfläche entstehen. Die Vakuolen wachsen und verschmelzen untereinander, so daß dann unter der dünnen lichtbrechenden Außenschale ein heller Hof mit einem noch intakten lichtbrechenden Kern in der Mitte liegt (Abb. 6). Dieses Bild erinnert an die von SALENSKY geschilderten jüngsten Zustände der Kalkkörperchen aus den Fischparasiten.

In den gefärbten Totalpräparaten (Alkohol, Formol, FRENZEL-Flüssigkeit; Borax-, Alauncarmin) konnte ich die Kalkkörperchen nicht wiederfinden. Dadurch ist mir JANICKIS negativer Befund an den jüngsten Zuständen der *Amphilina* aus der Fischleibeshöhle erklärlich. In seinen im Zwischenwirte künstlich gezüchteten *Amphilina*-Stadien konnten die Kalkkörperchen nicht vorhanden sein, da diese Stadien den nötigen Entwicklungsgrad noch nicht erreicht hätten.

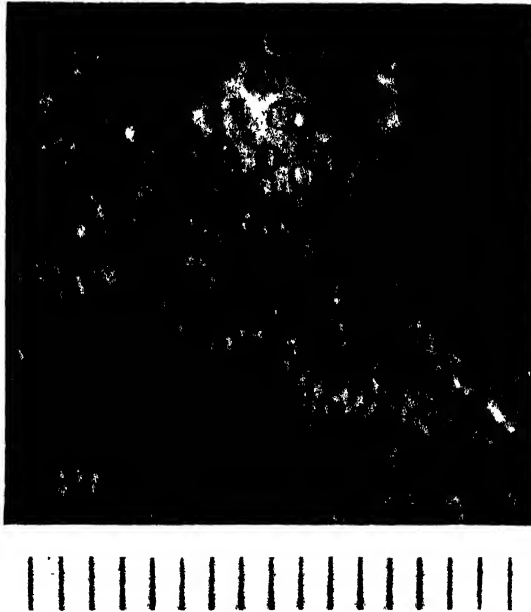


Abb. 6. Teil des Hinterkörpers eines 13 Wochen alten Stadiums, lebend photographiert. Das Tier befand sich mehrere Minuten unter dem Deckglase stark gepreßt. Kalkkörperchen der Rückenseite als runde Gebilde sichtbar. Die Mehrzahl läßt bereits spontane Auflösung bei dem Absterben des Parasiten erkennen. Von den ursprünglich homogen aussehenden Körperchen bleiben lichtbrechende Oberflächenschalen und centrale Kerne zurück. Näheres im Texte. Ein Maßteil gleich 0,005 mm.

Meine Beobachtungen am lebenden Material bestätigen, daß der mediane, am Hinterende in kleiner Einsenkung der Rückenseite kurz vor der terminalen männlichen Geschlechtsöffnung nach außen mündende gemeinsame Kanal des Excretionssystems tatsächlich eine Excretionsblase vorstellt, wie HEIN und PINTNER angeben, und was POCHE näher begründet. In der Wand seines gewölbten Vorderendes sitzen, ganz regelmäßig paarig angeordnet, die zehn Embryonalhaken, deren Krallen in den Hohlraum frei hineinragen. Es entspricht somit die sehr instruktive Abbildung POCHES (13), Fig. 16,

dem tatsächlichen Zustande und ist nicht als eine künstliche Dislozierung der Häkchen beim Schneiden zu erklären. Ich fand die Häkchen immer in voller Anzahl vor, radiär in der Art geordnet, daß das mittlere Paar in der Medianebene lag. Sie haben dieselbe Länge wie die der *Lycophora*, die längsten 24—26 μ . Abbildungen der Häkchen geben POCHÉ und JANICKI. Ihre Identität mit den Embryonalgebilden wird auch durch die Beobachtung während der Entwicklung im Zwischenwirte nachgewiesen, was erst JANICKI durchführte. An dem 29 Tage alten Stadium verzeichnet er auch das Verschieben der Häkchen aus der terminalen Lage nach vorne, was meiner Beobachtung nach dem Einsenken dieser Gebilde vorausgeht. Die Persistenz der Embryonalhäkchen bei *Amphilina* hat bereits früher SALENSKY erkannt und POCHÉ bestätigt. Die Wand der Excretionsblase hat ähnlich wie die Körperoberfläche und die Rüsselhöhle einen cuticularen Überzug, der ebenso quellen kann wie die übrige Cuticula. Es handelt sich um eine mit dem Einsenken der Häkchen verbundene Einstülpung, welche sich etwa gleichzeitig mit der Rüsselbildung entwickelt. Die Excretionsblase der frisch herauspräparierten Würmchen, die gerade schon bewegungsfähig sind, ist oft starr geöffnet, von einer 15—20 μ breiten, etwa 100 μ langen, vorne keulenartig um die Hälfte ausgebreiteten Gestalt. Die letzten zwei Drittel des Kanälchens können sich so vollständig schließen, daß die betreffende Strecke unsichtbar wird. Während eines ähnlichen Zustandes sah ich bei einem über 10 Wochen alten Exemplar das Pulsieren des Organes. Das aufgeblähte, fast kugelige, 30 μ große, mit Flüssigkeit gefüllte vordere Drittel der Excretionsblase entleerte sich zeitweise durch heftige Kontraktionen seiner Wandung, unter gleichzeitigem Öffnen des hinteren geschlossenen Abschnittes. Dieser Tätigkeit würde die von POCHÉ beschriebene Entwicklung der Muskulatur entsprechen. Am Vorderende der Blase mündet korbartig das Netz des Excretionssystems ein. Große Partien des Excretionsystems, dessen richtige Auffassung wir HEIN verdanken, treten an solchen Objekten deutlich in Sicht, die längere Zeit unter dem Deckglase liegen. An solchen Präparaten sind auch zahlreiche Wimperflammen zu sehen. In den Endstadien aus dem Zwischenwirt sind noch keine büschelförmige Gruppen von Flammen zu sehen, die Wimperflammen kommen nur einzeln vor. Eine Vermehrung der Flammen zu typischen Gruppen erfolgt anscheinend erst während der weiteren Entwicklung des Parasiten im Endwirte. Einzelne Stadien dieses Vorganges beschreibt PINTNER (12), erklärt sie aber nicht ganz richtig (zu vergleichen mit FUHRMANN, S. 152).

Über das Nervensystem der *Amphilina* kann ich nichts Neues mitteilen.

Bei den beweglichen Stadien ist der ganze Geschlechtsapparat in allen seinen Teilen deutlich differenziert angelegt. Schon am lebenden Tiere wird ein heller Komplex im Hinterkörper auffallend. Die Einzelheiten kommen jedoch erst an gefärbten Totalpräparaten zum Vorschein, wie es die Mikrophotographie Abb. 7 zeigt. Deutlichste Bilder liefert Alauncarmin. Hier möchte ich nur einiges erwähnen. Der Eierstock läßt manchmal eine ziem-

Abb. 7. Eine 15 Wochen alte *Amphilina* aus *Gammarus pulex*. Stark gepreßtes, mit 90 % Alkohol fixiertes, mit Alauncarmin gefärbtes Totalpräparat, von der Rückenseite gesehen. Ein Maßstab gleich 0,05 mm. Der Rüssel am Vorderende durch Druck etwas mißgestaltet. Von der Schalendrüse umhülltes Germarium stellt sich als das dunkelste rundliche Gebilde im Hinterkörper vor. Knapp vor diesem liegt der zweiflügelige Eierstock. Am hinteren Pol des Schalendrüsenkomplexes tritt der Uterus aus, dessen alle drei Äste im ganzen Verlaufe ziemlich gut zu sehen sind. Am Vorderpole der Schalendrüse schließt sich von links das Receptaculum seminis an, welches den Endteil der am linken hinteren Körperende beginnenden Vagina bildet. Seitwärts, parallel zum Rande, fast der ganzen Körperlänge nach, liegen die Dotterstöcke, an deren Hinterenden die Dotterleiter medianwärts abbiegen und sich zum gemeinsamen, nach vorne gerichteten Endteil verbinden. Das Vaginalrohr wird etwa in der Mitte seiner Länge durch den dorsal von ihm liegenden männlichen Leitungsweg gekreuzt. Vor der Kreuzung windet sich die Samenblase als Fortsetzung des Vas deferens, den man im kurzen Verlaufe vor den Eierstock verfolgen kann. Hinter der Kreuzung geht die Samenblase in den kolbenartigen Propulsionsapparat über. Weiter folgt der, in seiner vorderen Hälfte von Prostata-drüsen umgebene, am Hinterende des Körpers mündende Ductus ejaculatorius. Die Genitalpapille ist des starken Plattdrückens wegen an diesem Präparate nicht sichtbar. Die im Vorderende der Excretionsblase liegenden Embryonalhäkchen wären knapp hinter dem Prostata-drüsenhaufen zu suchen. Die Hodenbläschen treten an diesem Präparate nicht deutlich hervor. Nach innen von den Dotterstöcken erkennt man in den schwach helleren Streifen die Längsnerven.



lich symmetrische, zweiflügelige Gestalt erkennen. Der Uterus ist als zarter, von Zellen gleichmäßig dicht umrandeter, typisch verlaufender Schlauch, der bis zur unauffälligen Mündung an der Rüsselbasis zu verfolgen ist. Alle Schlingen des zweiten aufsteigenden Astes sind bereits angelegt, die Schlängelung der übrigen zwei Äste ist wenigstens

angedeutet. Dasselbe Bild sah JANICKI an den jüngsten Amphilinen aus dem Schip. Einigermmaßen langsamer als der übrige Geschlechtsapparat entwickeln sich die Anlagen der Hodenbläschen, in der Form

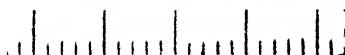
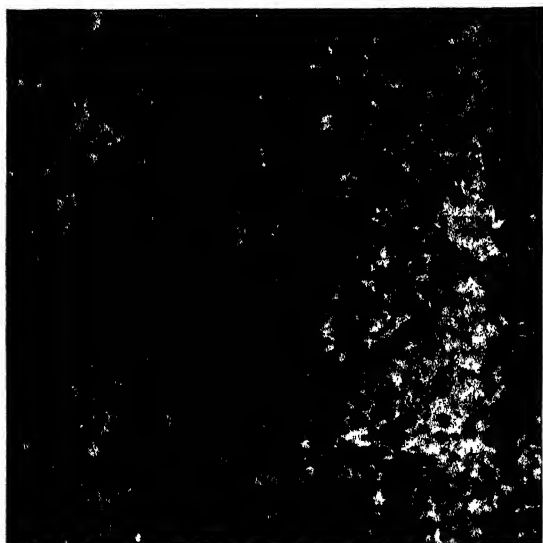


Abb. 8.

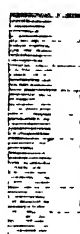


Abb. 9.

Abb. 8. Ein Feld aus der rechten Hälfte des Vorderkörpers einer 15 Wochen alten *Amphilina* aus dem Zwischenwirte, von der Rückenseite gesehen. In der Mitte des Bildes liegen Schlingen des zweiten aufsteigenden Uterusastes, zwischen und oberhalb ihnen die Anlagen der Hodenbläschen als solide Zellnester. Links oben ein Teil des absteigenden Uterusastes. Der freie Streifen zwischen beiden Uterusabschnitten stellt die Körperachse vor, wo die zu einem Strange sich verbindenden Ausführungsgänge der Frontaldrüsen liegen. Längs der rechten Seite des Bildes verlaufender schwach dunkler Streifen entspricht dem rechten Dotterstocke, der helle Streifen medianwärts von ihm deutet die Lage des Längsnerven an. Totalpräparat: 90% Alkohol, Alauncarmin Ein Maßteil gleich 0,01 mm.

Abb. 9 Ein sehr kleines, 15 Wochen altes Exemplar, von der Dorsalseite gesehen. Konserviert gleich nach dem Herauspräparieren mit 10% Formol, gefärbt mit Alauncarmin. Ein Maßteil gleich 0,01 mm. Rüssel vollständig eingestülpt, seine Mündung bauchwärts gerichtet. Hinterende schwach eingezogen. Die Ausführungsgänge der Frontaldrüsen bilden in der Achse des Körpers einen gut sichtbaren hellen Strang, welcher infolge der Stauung des Secretes unter dem Rüssel eine keulenartige Anschwellung aufweist. Die dunklen Felder beiderseits des Stranges der Drüsengänge, nach außen durch die hellen Längsnerven abgegrenzt, verraten eine starke Entwicklung der Hodenbläschen. Die Einzelheiten des Geschlechtsapparates sind infolge der relativen Dicke des nur schwach gestreckten Objektes wenig deutlich. Zu vergleichen mit Abb. 7.

solider Zellnester (Abb. 8). Sie entstehen in zwei seitlichen, getrennten Streifen, welche sich erst am Hinterende, vor dem Ovarium miteinander verbinden. Einerseits decken sie sich mit dem Gebiete des zweiten aufsteigenden Uterusastes (Abb. 8, 9), anderseits mit dem Gebiete der

anderen zwei Äste. Am zahlreichsten, größten und deutlichst entwickelt waren die Hodenbläschen bei den ältesten, über 3 Monate alten, von mir untersuchten Stadien, und zwar namentlich bei solchen Individuen, die sich durch die weißliche Färbung auszeichneten.

Bei dieser Gelegenheit will ich auch über eine Beobachtung an geschlechtsreifen Tieren berichten. Es handelt sich um das männliche Kopulationsorgan der *Amphilina*, eine Frage, die noch nicht einwandfrei gelöst ist. GRIMM, SALENSKY, POCHE glauben den Penis nachgewiesen zu haben. GRIMM hatte ihn am Totalpräparate im vorgestreckten Zustande, POCHE in Schnittserien, abgebrochen in der Vagina steckend, gesehen. HEIN berichtet, keinen Penis auf Totalpräparaten und Schnitten gefunden zu haben. Übrigens erwähnt auch POCHE, daß dieses Organ manchmal fehlt und erklärt diesen Umstand durch die Brüchigkeit desselben.

Obwohl ich zahlreiche gefärbte und nichtgefärbte Totalpräparate verschieden großer geschlechtsreifer *Amphilinen* untersuchte, fand ich nie einen Penis vor. Es steht mir aber ein mit Alauncarmin gefärbtes Exemplar aus einem Donausterlet zur

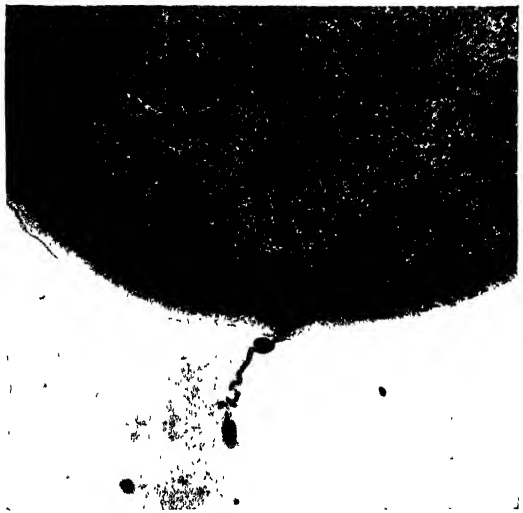


Abb. 10. Hinterende eines 13,5 mm langen, 6 mm breiten, stark gestreckten Exemplars der *Amphilina* aus dem Donausterlet, von der Bauchseite gesehen. Formol-Alauncarmin. Ein Maßteil gleich 0,01 mm. Links oben das Vaginalrohr. Aus der terminalen männlichen Geschlechtsöffnung tritt ein Spermatophor heraus.

Verfügung, das, stark gestreckt, eine Länge von 13,5 mm, bei einer Breite von 6 mm hat, dessen Uterus mit Eiern schwach gefüllt, dessen Hoden in voller Tätigkeit sind, die Samenblase mit Spermien vollgepfropft, aus dessen männlicher Genitalöffnung ein unregelmäßig spiralig geschlängelter dünner Faden heraushängt. Das Hinterende dieser *Amphilina* ist in der Abb. 10 abgebildet. Der Faden wurde beim Konservieren des Wurmes aus dem Ductus ejaculatorius herausgepreßt. Sein Ende steckt noch etwa 0,1 mm tief in dem Kanal. Sonst sind der Ductus ejaculatorius und der Propulsionsapparat ganz leer. Das freie Ende des Fadens ballt sich zu einem kleinen Knäuel ein. Das ganze Gebilde hat eine gleichmäßig feinfaserige und feingranulierte Struktur, gleich dem Inhalte der Samenblase,

die sich auch ähnlich färbt. Ich halte den Faden, der aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem von GRIMM als Penis beschriebenen Gebilde, vielleicht auch mit dem »abgebrochenen Penis«, den POCHÉ gesehen hatte, identisch ist, für ein Spermatophor.

Beziehungen zwischen Parasit und Wirt.

Es ist noch nötig, über das gegenseitige Verhalten des Parasiten und des Wirtstieres, *Amphilina* und *Gammarus*, zu sprechen. Man konnte voraussetzen, daß die Anwesenheit der *Amphilina* in der Leibeshöhle des Flohkrebsses eine Reaktion seitens des Wirtsorganismus hervorrufen wird. Es kommt in der Tat zu einer Abkapselung des Parasiten. Auf den herauspräparierten älteren Exemplaren immer Fetzen von Zellhäutchen, Gruppen von Zellen, oft ist auch ein vollständiger epithelartiger Mantel erhalten (Abb. 3, 11). Die Zellen liegen gewöhnlich in einer Schicht geordnet der Cuticula dicht an, haben große (im Leben $12 \times 8 \mu$), prominierende Kerne mit zahlreichen Chromatin-

granula, die von relativ wenig Protoplasma umgeben sind. Die Grenzen zwischen den Nachbarzellen sind nicht sichtbar. Gegenüber der Cuticula scheint das Zellprotoplasma ein feines, durchsichtiges, ziemlich festes, Farbstoffe nicht annehmendes Häutchen zu produzieren. Die zellige Kapsel ist später oft mit den Organen des Wirtes, in deren Nachbar-



Abb. 11. Band eines Querschnittes durch eine 10 Wochen alte *Amphilina* aus *Gammarus pulex*. Konserviert mit FRENZEL-Flüssigkeit, gefärbt mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Eosin. Ein Maßteil gleich 0,01 mm. Der Cuticulaliegen die ab kapselnden Zellen an. Sie ist infolge der Fixation stark gequollen.

schaft der Parasit liegt, verwachsen. Sie kann infolge weiterer Anhäufungen von Zellen lokale Verdickungen bekommen. Mit der Zeit nimmt ihre Festigkeit zu. Der ganze Abkapselungsprozeß ist nicht immer gleich stark ausgeprägt. Seinen Beginn konnte ich nicht feststellen, da ich den schon von JANICKI beschriebenen Frühstadien keine besondere

Aufmerksamkeit widmete. In der 3. Woche vom Versuchsbeginn an war der Parasit schon mit einer Schicht dicht nebeneinander liegender Zellen umgeben, wodurch seine Oberfläche ein maulbeerartiges Aussehen bekam.

Auch JANICKI verzeichnet die Anwesenheit der abkapselnden Zellen, die er mit den Zellelementen des abgeschnürten *Cercaria* in Zusammenhang bringt. Ich bin dagegen überzeugt, daß es sich um Körperelemente des Wirtstieres, wahrscheinlich um seine Phagocyten handelt. Ähnliche Zellenanlagerung fand ich unlängst um die Hülle des *Echinorhynchus plagicephalus* WESTR. aus dem *Gammarus* (-Laboratoriumsversuche). Wenn ich auch über die jüngsten und ältesten Stadien des Abkapselungsprozesses der *Amphilina* verfügen werde, will ich in einer weiteren Mitteilung einen Vergleich mit der Abkapselung der *Cystoopsis*-Larven (JANICKI-RAŠÍN) und mit der von GOODRICH studierten Reaktion des Flohkrebsorganismus auf einige mikroskopische Parasiten durchführen.

Infizierte Flohkrebse, namentlich wenn es sich um eine multiple Infektion handelt, bleiben im Vergleich zu den gesunden Tieren derselben Kultur im Wachstum mehr oder weniger zurück. Diese Erscheinung tritt deswegen deutlich hervor, weil es eben die jüngsten und zugleich kleinsten Tiere sind, welche sich am häufigsten infizieren. Während der ersten 2 Monate kam, unter den am Anfang dieser Arbeit beschriebenen Versuchsbedingungen, keine Sterblichkeit zur Beobachtung. Später konnte man manche befallene Versuchstiere nach dem Verschwinden der normalen Färbung und dem Blaßwerden als leidend erkennen — sporadische Verluste traten schon ein. Andere Tiere vertrugen die Anwesenheit der Parasiten relativ sehr gut, so z. B. wurde die Eibildung dadurch nicht behindert.

Von der 6. Woche angefangen, erkennt man einen infizierten *Gammarus* ganz verläßlich schon mit bloßem Auge. Durch den Panzer schimmert ein orangeroter, langgestreckter Fremdkörper hindurch. Ist nur eine *Amphilina* anwesend, so liegt sie immer ventral und seitwärts vom Darne, gewöhnlich im Abdomen des Wirtstieres. Der langgestreckte, bewegungslose Körper des Parasiten, fast kreisrund im Querschnitte, zieht sich mehrere Körpersegmente des Krebses hindurch. Sein Rüssel, später auch das Hinterende, befindet sich im eingestülpten Zustande. Wirkt man auf das Wirtstier mit Druck, Wärme, scharfem Licht ein, so wird gleichzeitig der Parasit zur Muskeltätigkeit gereizt, die sich durch Kontraktionswellen äußert. Die Amphilinen sind durch vorsichtiges Zerreißen des Flohkrebsses in einem Tropfen physiologischer

Kochsalzlösung leicht herauszupräparieren. Sind sie schon bewegungsfähig, kriechen sie dann oft von selbst heraus.

Zum Schluß sei noch angeführt, daß sich, nach den Ergebnissen meiner Fütterungsexperimente, in demselben Flohkrebse als Zwischenwirte neben der *Amphilina* nach *Cystoopsis acipenseri* N. WAGNER oder *Echinorhynchus plagicephalus* WESTR. zugleich entwickeln können. Es waren z. B. außer drei etwa 10 Wochen alten Amphilinen sogar fünf ebenso alte Kratzer in einem Wirtsindividuum vorhanden.

Literaturverzeichnis.

1. COHN, L., 1904: Zur Anatomie der *Amphilina foliacea* (RUD.). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. S. 367—387.
2. FUHRMANN, O., 1930: Cestoidea. KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie. Bd. 2.
3. GRIMM, O., 1871: Zur Anatomie der Binnenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21. S. 499—504.
4. — 1875: Nachtrag zum Artikel des Herrn Dr. SALENSKY »Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der *Amphilina*, G. WAGEN.« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. S. 214—216.
5. GOODRICH, H. P., 1929: Reactions of *Gammarus* to Injury and Disease, with notes on some Microsporidial and Fungoid Diseases. Quarterly Journal of Microscopical Science. Bd. 72. S. 325—353.
6. HEIN, W., 1904: Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. S. 400—438.
7. JANICKI, C., 1928: Die Lebensgeschichte von *Amphilina foliacea* G. WAGEN., Parasiten des Wolga-Sterlets, nach Beobachtungen und Experimenten. Arbeiten der Biologischen Wolga-Station, Saratow. Bd. 10. S. 97-134.
8. — 1930: Über die jüngsten Zustände von *Amphilina foliacea* in der Fischleibeshöhle, sowie Generelles zur Auffassung des Genus *Amphilina* G. WAGEN. Zool. Anzeiger. Bd. 90. S. 190—205.
9. — und RAŠÍN, K., 1929: Über die Entwicklung von *Cystoopsis acipenseri* N. WAGNER 1867 im Zwischenwirt. Eine experimentelle Untersuchung. Arbeiten der Biologischen Wolga-Station, Saratow. Bd. 10, S. 187 bis 210.
10. — — 1930: Bemerkungen über *Cystoopsis acipenseri* des Wolga-Sterlets, sowie über die Entwicklung dieses Nematoden im Zwischenwirt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 126. S. 1—37.
- *11. LANG, A., 1881: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Plathelminthen. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. 2. S. 394—395.
12. PINTNER, TH., 1903: Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern. III. Mitteilung. Sitzungsber. der Math.-naturwiss. Kl. der k. Akademie der Wissenschaften, Wien. Bd. 112, Abt. I. S. 541—597.

13. PINTNER, TH., 1906: Über Amphilina. Verhandl. der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. 77. Versammlung zu Meran. 2. Teil, 1. Hälfte. S. 196—198.
14. POCHÉ, F., 1925: Zur Kenntnis von Amphilina foliacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 125. S. 585—619.
15. — 1925: Das System der Platyodaria. Arch. f. Naturgesch. Bd. 91. Abt. A. S. 458.
16. SALENSKY, W., 1874: Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina G. WAGEN. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24. S. 291—342.
17. WAGLER, E., 1925: Zucht von Krebsen und Würmern. Amphipoden. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (ABDERHALDEN). Bd. 9, 2. S. 347—349.
- *18. WAGENER, G. K., 1858: Enthelminthica. Nr. V. Über Amphilina foliacea (Monostomum foliaceum RUD.). Arch. f. Naturgesch. Bd. 24.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir im Original nicht zugänglich.

Zur Oogenese einiger Diopatraarten.

Von

Alice Lieber.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

(Ergebnisse einer durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglichten Reise nach Niederländisch-Indien. 1926/27.)

Mit 39 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
A. Einleitung	580
B. Material und Methode	581
C. Biologisches	582
D. Ovar	584
I. Topographie	584
II. Herkunft der Keimzellen	589
III. Cytologie des Ovars	595
E. Eischnüre	599
I. Bildung der Eischnüre und Determination der Eizellen	599
II. Bedeutung und Schicksal der Eischnüre	605
F. Morphogenese der Eizelle	614
I. Dotterbildung	614
II. Plastosomen	618
III. Nucleolen	620
IV. Die Zona radiata	621
V. Die Micropyle	624
VI. Morphologie des ausgebildeten Eies	627
VII. Ausleitung der Eier	630
VIII. Abnorme Furchung	632
IX. Regeneration der Gonaden	633
G. Zusammenfassung	644
Literaturverzeichnis	646

A. Einleitung.

Der exakte Nachweis über die Bedeutung der bekannten Zellstränge am Ei von *Diopatra* ist bis heute noch nicht erbracht worden. Es bestehen nur Vermutungen darüber (KORSCHOLT und HEIDER 1902, BERG-

MANN 1903, JÖRGENSEN 1913) derart, daß es sich dabei um Nähreinrichtungen der wachsenden Eizelle handelt. Der einzige Autor, welcher sich mit dieser Frage am Objekt selbst beschäftigt hat, ist ANDREWS (1891). Dieser kam zu der Ansicht, daß die Zellstränge kaum — wenn überhaupt — eine Bedeutung für die Ernährung der Eizelle hätten, »I regard the cell-strings as chiefly, if not entirely, mechanical supports subsequently retained for a while as, possibly, furnishing some advantages by keeping the ova separate and well surrounded by the nutrient liquid while floating about«.

Es scheint demnach noch heute die Ansicht zu herrschen (KORSCHOLT und HEIDER 1902): »Ehe man nicht mit Sicherheit das endgültige Schicksal der dem Ei anhängenden Zellstränge bei *Diopatra* kennt, ist es kaum möglich, zu entscheiden, ob es sich hier ebenfalls um eine Einrichtung zur besseren Ernährung des Eies handelt, oder welche Bedeutung ihnen sonst zukommt.«

Die vorliegenden Untersuchungen sollten in diesem Punkte völlige Klarheit schaffen, die Bedeutung der Zellstränge und ihr definitives Schicksal erweisen. Das reichhaltige Material, das mir Herr Prof. Dr. HARMS von seiner Java- und Sumatraexpedition 1926/27 und 1928/29 in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat, wofür ich ihm herzlich danke, ermöglichte es mir, darüber hinaus die Oogenese, von der Bildung der Gonaden an, bis zu dem Moment der Eiablage zu studieren, wobei die Chromatinverhältnisse aber unberücksichtigt bleiben mußten. An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. HESSE-Berlin meinen herzlichen Dank für die liebenswürdige Aufnahme in seinem Institut von Mai bis Dezember 1929 aussprechen. Ebenso danke ich Herrn Dr. HEBERER-Tübingen für sein freundliches Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

B. Material und Methode.

Bei den von mir untersuchten Tieren handelt es sich um vier Arten von *Diopatra*. Im wesentlichen wurde eine *Diopatra amboinensis* AUD. et M. EDW. sehr nahestehende Art behandelt, das gleiche Material, das PFLUGFELDER (1929) in bezug auf Regeneration des Vorderendes untersuchte. Ich kann daher auf seine Angaben hinweisen, denen zufolge diese Art noch nicht eingehend systematisch bearbeitet worden ist. Bis dahin schließe ich mich PFLUGFELDER an, der diese Art zunächst als Variation von *Diopatra amboinensis* beschreibt. Vergleichsweise zog ich *Diopatra neapolitana* heran und eine noch unbeschriebene Art von der Küste Sumatras, die ich vorläufig als *nova species* bezeichne. Meine Beobachtungen über die Regeneration der Keimdrüsen endlich machte ich an einer *Diopatra cuprea* nahestehenden Form, die gleichfalls aus Sumatra stammt.

Die Tiere waren teils in Susa, teils in starkem FLEMMINGSchem Gemisch fixiert. Die Schnitte wurden meist mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin gefärbt, ergänzungsweise mit Safranin, PAPPENHEIMS panoptischer Färbung, Hämalun-Eosin, Gallocyanin. Bei Totalfärbungen der Eier bewährte sich Borax-Carmin-Pikrinsäure. FLEMMING-Material wurde außer mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin (nach HEIDENHAIN) mit Anilin-Safranin gefärbt. Die Objekte wurden in Serienschritte von 7,5 und 5 μ zerlegt.

• C. Biologisches.

Diopatra amboinensis gehört ebenso wie *Diopatra neapolitana* und *Diopatra cuprea* zu den getrennt geschlechtlichen Formen unter den Euniciden. Bei *Diopatra nova species* kommen neben ♂♂ und ♀♀ auch Zwitter vor, wobei die männlichen und weiblichen Gonaden in denselben Segmenten liegen. Es erweist sich also auch hier, wie bei manchen anderen Polychäten, daß die Geschlechtsverhältnisse unter sehr nahestehenden Arten differieren.

In der Regel sind die Polychäten getrennten Geschlechts, wobei sich ♂♂ und ♀♀ äußerlich meist nicht unterscheiden lassen. So verhalten sich auch die drei erstgenannten *Diopatra*-Arten, wo die Geschlechter weder durch Größe noch in ihrer Morphologie differieren. Doch liefert zur Zeit der Geschlechtsreife bei manchen Polychätenformen die Farbe der Geschlechtsprodukte, die in der Regel im männlichen Geschlecht von derjenigen der weiblichen abweicht, ein unterscheidendes Merkmal, weil die Körperdecke so dünn wird, daß die Geschlechtsprodukte hindurchschimmern. Derartige Angaben bestehen für *Sternapsis* (VEJDOWSKY 1880), für *Amphitrite ornata* und für *Clymenellia torquata*, wo: »The males and females can be distinguished, since the eggs show plainly through the body-wall« (MEAD 1897), wie auch für andere Polychäten.

In fixiertem Zustande bietet *Diopatra amboinensis* und *Diopatra neapolitana* natürlich kein derartiges unterscheidendes Merkmal. Die Eier von beiden *Diopatra*-Arten waren nach der Fixierung von gelblich-weißer Farbe und opakem Aussehen. Nach Berichten von Herrn Prof. HARMS und Dr. PFLUGFELDER haben die Eier in frischem Zustande bei *Diopatra amboinensis* die gleiche gelblich-weiße Farbe.

Nach Angaben von ANDREWS (1891) sind sie bei *Diopatra neapolitana* im lebenden Tier durch einen grünen Farbstoff intensiv gefärbt, der sich bei der Fixierung löst. Ob die Eier aber durch das lebende Tier hindurchschimmern, sagt ANDREWS nicht. Bei den ♀♀ von *Diopatra amboinensis* ist dies der Fall.

Die reifen Eier werden bei *Diopatra amboinensis* in die, bereits von

PFLUGFELDER beschriebenen, Wohnröhren abgelegt. In diesen fand er noch junge Tiere bis zu sechs Segmenten in der Nähe der Röhrenöffnung vor. Die Eier werden nach seinen Beobachtungen einzeln im Innern der Tube, nahe dem Ausgang, von dem Muttertier, wohl mit Hilfe der Drüsensekrete von den Bauchplatten, befestigt. Sie haben hier einen Zustrom von sauerstoffreichem Wasser, der ihnen durch die lebhaft bewegte Kiemen des alten Tieres zugeführt wird. Der Aufenthalt in den Wohnröhren des Muttertiers muß auch in anderer Hinsicht als für die Jungen recht günstig betrachtet werden. Bekanntlich werden die Röhren von *Diopatra amboinensis* im Bereich der Verlandungszone gefunden (HARMS 1929), also dort, wo jeder Gezeitenwechsel eine außerordentlich starke Verlagerung der Schlammassen verursacht. Freilebende junge Tiere könnten dadurch leicht umkommen. Selbst erwachsenen Tieren kann Schlamm recht schädlich werden, sofern die Kiemen damit verschmutzt werden. Daher werden die Wohnröhren peinlichst sauber gehalten. Dies kommt auch den am Röhreneingang lebenden Jungen zugute. Insofern kann man in gewisser Weise von einer Art von Brutpflege reden.

Später verlassen die jungen Tiere die mütterliche Wohnröhre, um sich auf der Außenseite eine eigene Röhre zu bauen. Auch dies kann als Anpassung an die eigenartigen Umweltbedingungen aufgefaßt werden. Durch die Schlammverlagerungen, welche durch den Gezeitenwechsel verursacht werden, könnten die winzigen Röhrrchen junger Tiere leicht entwurzelt werden. Dies wird durch eine Befestigung an der Wohnröhre des Muttertiers verhindert. Dieser Zusammenhang kann sehr lange erhalten bleiben. Durch sorgfältiges Auswaschen des Schlammes gelang es Herrn Dr. PFLUGFELDER bei *Diopatra nova species* diese Verbindung der Röhren dreier Generationen nachzuweisen: Durch Schlammablagerung waren das ursprüngliche Muttertier, sowie dessen Junge, gezwungen, ihre Röhren um je etwa 5 cm nach oben zu verlängern. Die nächste Generation setzte sich an den nunmehrigen Röhrenmündungen fest, weitere Schlammablagerungen machten einen weiteren Röhrenanbau notwendig, so daß schließlich ein bäumchenartiges Aussehen zustande kam. Dieser Zusammenhang ist indessen äußerst locker, so daß durch Wellenbewegung leicht einzelne Individuen abgelöst werden können, wodurch eine Verbreitung über größeren Raum ermöglicht wird. Eine solche kann auch dadurch erfolgen, daß Tiere aus irgendwelchen Gründen die Röhren verlassen, was häufig geschieht, wenn sie gereizt werden. Sie bewegen sich dann durch Schwimmbewegungen fort, um sich an anderer Stelle sogleich eine neue Röhre zu bauen.

D. Ovar.

I. Topographie.

Bei den Metazoen lassen sich in bezug auf die Differenzierung der Keimzellen drei große Gruppen unterscheiden: »Die niedersten Formen besitzen zeitlebens einen Fond von indifferenten Zellen, von denen, ganz unregelmäßig im Körper verstreut, Keimzellen sowohl wie andere Gewebszellen sich differenzieren können. Zu dieser Gruppe würden nur die Poriferen zu zählen sein.

Die zweite Gruppe (Cnidarier) besitzt ebenfalls noch ein indifferentes Zellenmaterial, aus dem, wie bei den Poriferen, männliche und weibliche Geschlechtselemente und somatische Zellen hervorgehen können. Jedoch begeben sich hier die männlichen und weiblichen Keimzellen nach bestimmten, scharf umschriebenen Stellen des Körpers hin, wo sie zur definitiven Reife gelangen und auch zur Entleerung kommen.

Die dritte Gruppe endlich umfaßt die große Mehrzahl der Metazoen mit gut entwickelten Keimdrüsen, die schon in der Embryonalentwicklung einen wohlumschriebenen Anlagenkomplex darstellen und dann sich zu einer männlichen oder weiblichen Keimdrüse weiter differenzieren. Im allgemeinen ist charakteristisch für die Gruppe, daß nach Entfernung der Drüse die somatischen Zellen nicht imstande sind, neue Keimzellen zu bilden« (HARMS 1926).

Zur letzten Gruppe gehören auch die Anneliden, denn bei ihnen treten bereits fest umgrenzte Keimlager auf. Im einzelnen zeigen sie jedoch in bezug auf die Organisationshöhe ihrer Keimdrüsen erhebliche Differenzen.

So wird *Diopatra cuprea* von ANDREWS (1891) betreffs ihrer Gonaden dem primitiven Typ der Polychäten zugerechnet, die Ovarien seien nämlich »simple aggregations of peritoneal cells, or cells projecting freely into the body cavity with no special membranous investment«. Demgegenüber habe ich bei *Diopatra* andere Beobachtungen gemacht. Es sind nämlich wohlausgebildete Ovarien vorhanden, welche von einer Peritonealmembran mit typischen schmalkernigen Peritonealzellen begrenzt werden. Eine Sonderung in Keim- und Reifezone ist vorhanden, so daß ich *Diopatra* auf die gleiche Stufe wie die hochdifferenzierte *Amphitrite rubra* (MEYER 1886/1887) stellen möchte.

Die Zahl der Keimdrüsen variiert bei den verschiedenen Gruppen der Polychäten. Als das Ursprüngliche muß man mit BERGH (nach MEYER 1900/1901) das Vorkommen von Gonaden in allen Körpersegmenten annehmen, wie es bei *Lopadorhynchus*, Cirratuliden und *Chaetozone setosa* MGRN. (MEYER 1886/1887) beschrieben ist.

Die ununterbrochen metamere Anordnung der Gonaden ist aber bei vielen Polychäten verloren gegangen, indem nur gewisse Segmente die Fähigkeit, Keimprodukte zu bilden, bewahrt haben. So liegen bei *Tomopteris Kefersteinii* (SCHWARTZ 1905) Gonaden nur im 3.—9. Parapodium, bei den Terebelloiden (MEYER 1886/1887) in der Regel nur im caudalen Thoracalraum, ausnahmsweise auch im Abdomen.

Nach meinen Untersuchungen gehören *Diopatra amboinensis*, *Diopatra neapolitana* und *Diopatra cuprea* zu denjenigen Formen, welche in bezug auf Zahl der Keimdrüsen noch auf einem ziemlich ursprünglichen Zustand stehen. Ich fand nämlich die paarigen Gonaden in den Abdominalsegmenten in metamerer Anordnung. Sie beginnen etwa im 27. Abdominalsegment und reichen bis zum Pygidium. Dabei stehen sie im ganzen Tier ungefähr auf gleicher Differenzierungsstufe. Bei *Diopatra nova species* dagegen sind die Gonaden nur noch auf einen kleinen Bezirk von etwa 12 Segmenten im hinteren Teil des Abdomens beschränkt.

Auch das zeitliche Auftreten der Keimdrüsen variiert bei den verschiedenen Polychäten. In vielen Fällen werden die Gonaden bereits sehr früh gebildet, bei anderen treten sie erst später auf. Und während sie bei manchen Formen nach erfolgter Geschlechtsreife ständig in Funktion bleiben, bilden sie sich in anderen Fällen bei Eintritt der Brunst jedesmal wieder von neuem aus.

Die Ovarien von *Diopatra* treten erst relativ spät im voll ausdifferenzierten Tier auf, bleiben aber nach erfolgter Geschlechtsreife dauernd in Funktion, denn nie fand ich ausgewachsene Tiere ohne Gonaden, sondern stets alle Altersstufen von Keimzellen — von Oogonien bis zum ausgebildeten Ei — im Ovar bzw. in der Leibeshöhle vor.

Soviel Differenzen auch im einzelnen in Form, Zahl und Anordnung der Gonaden bei den Polychäten vorkommen, so haben sie doch alle zweierlei gemeinsam: 1. sind sie Wucherungen im peritonealen Epithel und 2. stehen sie in besonderer Beziehung zu den Blutgefäßen. Fast immer sitzen die Keimdrüsen an Gefäßen, was wohl ohne weiteres aus Gründen einer guten Ernährung der ersteren zu erklären ist. Bei *Sternapsis scutata* (VEJDOWSKY 1880) dringt sogar in jedes einzelne Ei eine Gefäßschlinge ein. Als Träger der Gonaden kommen verschiedene Gefäße und verschieden weite Strecken auf denselben in Betracht. Im primitiven Falle sitzen die Keimzellen in sehr weiter Ausdehnung den Gefäßen an; mit fortschreitender Differenzierungshöhe der Gonaden werden dieselben auf bestimmte Regionen der Gefäße beschränkt.

Betreffs der Lage der Ovarien bei den von mir untersuchten *Diopatra*-Arten kann ich im wesentlichen die Angaben von ANDREWS (1891)

für *Diopatra cuprea* bestätigen: »The ovary is a transverse band along the posterior face of a septum, on each side the body, extending from the cavity of the parapodium towards the digestive tract and ending as a protuberant, rounded mass ... Each mass surrounds a large bloodvessel and its lateral branches.« In der Regel sind die Gonaden auf ziemlich bestimmte Regionen von dem vom Ventralgefäß abgehenden Seitenzweig, dem Ventrbranchialgefäß, lokalisiert (Abb. 1, *sek Ov am Vbg*). Daneben aber fand ich in vereinzelt Fällen außer diesen paarigen Ovarien noch mehrere, regellos verstreute Keimlager (Abb. 2, *sek Ov*). Es handelt sich dabei nicht

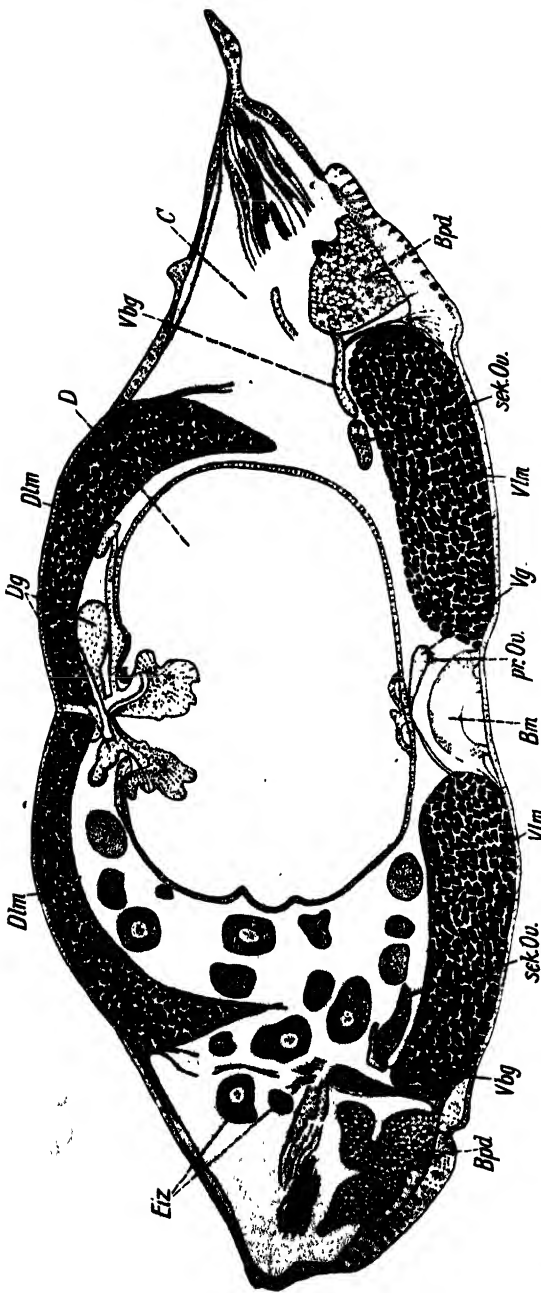


Abb. 1. Querschnitt durch die Abdominalregion von *Diopatra amboinensis*. Mit den primären und den sekundären Ovarien. Normaler Zustand. Bm Bauchmark, Bpd Bauchplattendrüse, C Cölon, D Darm, Dg Dorsalgefäß, Dlm dorsale Längsmuskulatur, Eiz Eizelle, prim Ov primäres Ovar, sek Ov sekundäres Ovar, Vbg Ventrbranchialgefäß, Vg Ventralgefäß, Vlm ventrale Längsmuskulatur. Susa, Hämalaun, Eosin. LEITZ, Oc. 1, Obj. 3. Vergr. 43 \times . Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

etwa um sogenannte schwimmende Ovarien, wie man zunächst etwa vermuten könnte, und wie sie bei *Onuphis* (BERGMANN 1903) vor-

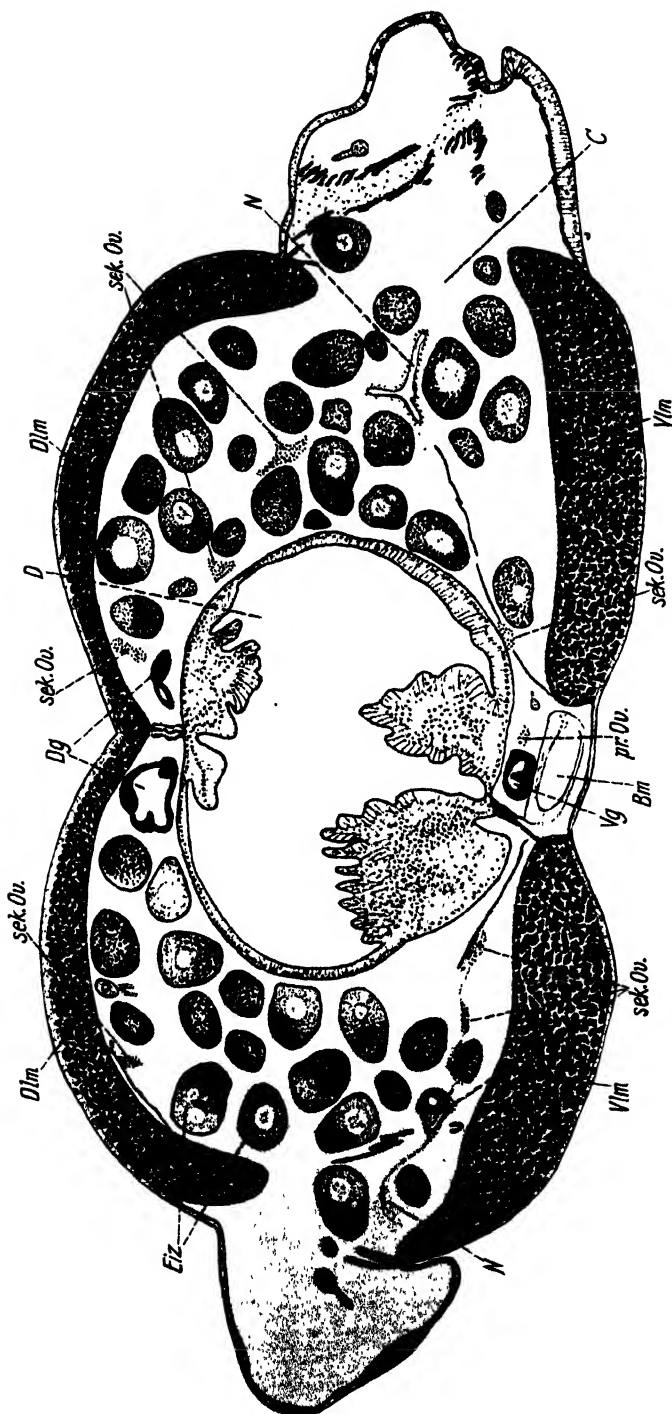


Abb. 2. Abdominalregion von *Diopatra amboinensis*, quer. Seltener Fall mit zahlreichen regellos verteilten sekundären Ovarien. *Bm* Bauchmark, *C* Cölon, *D* Darm, *Dg* Dorsalgefäß, *Dlm* dorsale Längsmuskulatur, *Eiz* Eizelle, *N* Nephridium, *pr. Ou.* primäres Ovar, *sek. Ou.* sekundäres Ovar, *Vg* Ventralgefäß, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur. Sosa, Eisenhämatoxylin. SCHÖNFELDT. Vergr. 60×. Verkleinert auf 2/3.

kommen, sondern um festsitzende, von Peritonealepithel umkleidete Keimlager. Außer den paarigen, von ANDREWS (1891) beschriebenen Ovarien und den eben genannten, selten vorkommenden Keimlagern fand ich am Ventralgefäß stets einen Komplex von Keimzellen, welchen ANDREWS wohl übersehen, jedenfalls nicht beschrieben hat. Dieses Keimlager, dessen paarige Anlage mehr oder weniger ausgeprägt sein kann, sitzt dem Ventralgefäß an der dem

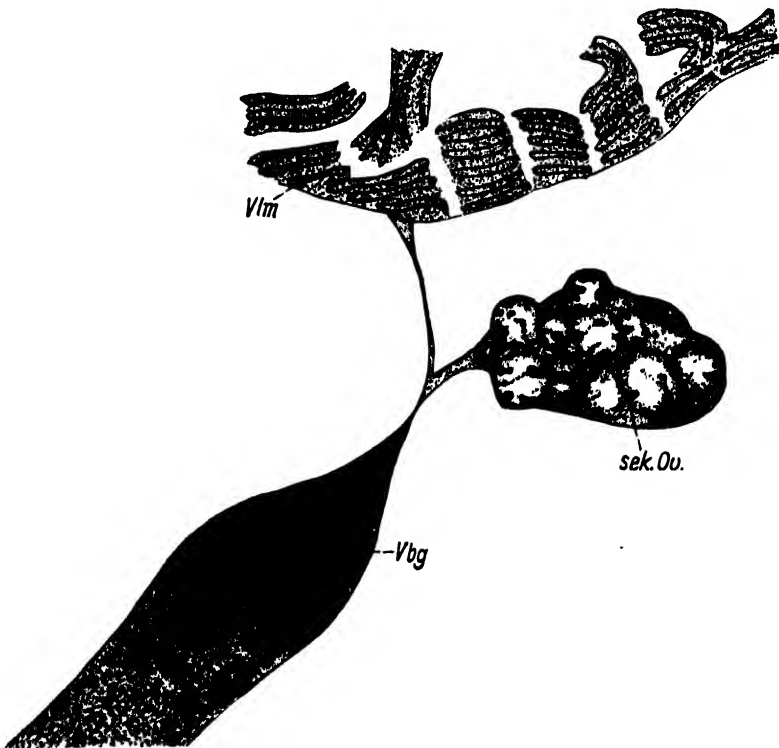


Abb. 3. Traubenförmige Anlage des sekundären Ovars, quer. *sek. Ov* sekundäres Ovar, *Vbg* Ventrobranchialgefäß, *Vlm* ventrale Längsmuskulatur. SUSA, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. $1450\times$.

Bauchmark zugewandten Seite dicht an. Es unterscheidet sich dadurch sehr wesentlich von den paarigen Ovarien, daß es nur Keimzellen auf dem Oogonienstadium enthält. Ich bezeichne daher das Keimlager am Ventralgefäß als primäres Ovar und die paarigen Keimlager an den Seitenästen des Ventralgefäßes als sekundäre Ovarien. Letztere haben auf jungem Entwicklungsstadium die Traubenform typischer Annelidenovarien (Abb. 3). Später wird diese Gestalt in dem Maße verwischt, in welchem das Ovar nach allen Seiten wuchert.

II. Herkunft der Keimzellen.

Die Ansicht über die Herkunft der Gonaden bei den Polychäten hat sich im Laufe der letzten Jahrzehnte geändert. KLEINENBERG (1886) hielt die Gonaden von *Lopadorhynchus* für ein Produkt des Ectoderms, sah allerdings später seinen Irrtum ein, als MEYER (1900/1901) am gleichen Objekt den Ursprung aus dem Peritoneum nachwies. GIARD (nach MEYER) hat bei *Salmacina* eine zweifache Ursprungsquelle für männliche und weibliche Keimprodukte angenommen. Nach seinem Dafürhalten entwickelten sich die Spermatumterzellen aus dem Ectoderm, die Eier dagegen aus dem Entoderm. NUSBAUM (MEYER) hielt die Urkeimzellen von *Clepsine* für Abkömmlinge des Entoderms. PEREYASLAWZEWA (MEYER) endlich behauptete, daß die Keimprodukte aus Zellen entstanden, die sich beim ausgebildeten Tier unmittelbar vom fertigen Darmepithel abtrennen oder aus gewissen spindelförmigen Zellen gebildet werden, welche von Muskелеlementen nicht zu unterscheiden waren.

Alle diese Angaben erwiesen sich als Irrtümer, die durch ungenügende Beobachtung hervorgerufen wurden. Heute herrscht völlige Übereinstimmung darin, daß die Bildungsstätten der Geschlechtsprodukte bei den Polychäten genetisch den epithelialen Wandungen des Cöloms angehören und Abkömmlinge der Mesodermstreifen sind. Fraglich bleibt es dabei, ob die Urkeimzellen von vornherein nur zu Geschlechtszellen determiniert sind, oder ob sie als indifferentes Zellenmaterial sich nach verschiedener Richtung differenzieren können.

Das heißt mit anderen Worten: Haben die Polychäten eine Keimbahn?

Es besteht heute die lebhafteste Neigung, diese Frage in positivem Sinne zu beantworten, obwohl diese Ansicht mehr auf Vermutungen als auf Nachweisen beruht. Entschieden kann dieses Problem erst dann werden, wenn die Keimzellen während der ganzen Ontogenese genau verfolgt werden, und wenn auch die Gonadenregeneration zu Rate gezogen wird.

Bei den älteren Autoren ist die Fragestellung, ob eine Keimbahn bei den von ihnen untersuchten Polychäten existiere, nicht so scharf formuliert. Doch kann man aus ihren Angaben wohl schließen, daß sie sie ablehnten. So gibt SPENGLER (1879) an, daß er bei Echiuren einen Teil der Zellen des Peritonealüberzugs zu »Ureieren« umgewandelt fand.

Entsprechend stellte BEARD (1898) bei dem parasitischen Polychäten *Myzostoma fest*: »The first eggs to arise appear as modified cells of the peritoneum.«

Auch MEYER (1886/1887) und EISIG (1887) nehmen bei Polychäten eine allmähliche Umwandlung von Peritonealzellen zu Keimzellen an. MEYER bezeichnet die Gonaden wegen ihres Ursprungs als Peritonealdrüsen. Bei den Terebelloiden besteht das Peritoneum im allgemeinen aus einer dünnen, dem Anschein nach homogenen Membran, die ovale Kerne enthält. Bei angehender Brunst wird die Peritonealhülle an gewissen Stellen des Vas ventrale bei *Amphitrite rubra* plasmareicher und granuliert, wobei die Kerne, welche näher zusammenrücken, größer, rundlich und heller werden. Damit ist das Geschlechts-epithel gebildet. Dieses fängt an zu wuchern, erhebt sich und zieht die benachbarte unverändert gebliebene Partie des Peritoneums nach sich, wodurch nun die unten anfangs vom Blute bespülte Zellschicht allmählich gegen das Gefäßlumen abgegrenzt wird. Es entsteht so die nach oben offene, junge Peritoneal-

drüse, die durch fortschreitendes Längenwachstum eine schlauchförmige Gestalt erhält. Bei *Lopadorhynchus* faßt MEYER die Basalschicht des Keimlagers als modifizierten Abschnitt des die Segmentalorgane bekleidenden Peritoneums auf.

Unter den neueren Autoren dagegen tritt MALAQUIN (1924) entschieden für eine Keimbahn bei der von ihm untersuchten *Salmacina Dysteri* ein. Er stützt seine Ansicht in erster Linie auf die Verhältnisse im präanalen Segment, »le bourgon générateur pygidial«. Denn »ce bourgon renferme les ébauches, qui engendrent les composants de chaque métamère nouveau, de sorte que l'ontogenèse s'y poursuit d'une manière quasi ininterrompue. On peut donc pratiquement, partant des glandes génitales différenciées et segmentaires et remontant de segment en segment, arriver jusqu'à leurs cellules sexuelles génératrices, situées dans le bourgon pygidial«.

Das Resultat seiner diesbezüglichen Untersuchungen an *Salmacina Dysteri* (1924) ist folgendes: »En résumé, les glandes génitales, chez la Salmacine, et vraisemblablement chez la généralité des Annelides, ne dérivent pas d'une transformation de l'épithélium coelomique, et celui-ci ne participe en rien à la genèse des cellules sexuelles. L'ébauche génitale tire son origine . . . d'une lignée de cellules sexuelles, les gonocytes, extracoelomiques, situés dans le tissu mésenchymateux sousjacent. Par leur multiplication, les gonocytes donnent les cellules goniales.«

Und später sagt er, auf Grund weiterer Untersuchungen am gleichen Objekt (1925): »Les cellules sexuelles, descendantes des deux initiales, sont les premiers gonocytes pygidiaux. Ceux-ci seront ensuite distribués dans les métamères, ou ils deviennent les gonocytes extracoelomiques, première ébauche des glandes génitales: leur ensemble constitue une lignée germinale autonome dans l'individu, et continue d'une génération à l'autre.«

Im Sinne einer Keimbahn sind auch die Angaben IWANOFFS (1907) über regenerierende Spioniden, besonders *Nerine*, zu werten. Er stellte nämlich fest, daß die Genitalzellen sich schon sehr früh, bereits vor Bildung des Peritoneums, differenzieren. Die grobkörnigen Urgeschlechtszellen sollen sich häufig indirekt teilen und dadurch zeitweilig kleiner werden, sollen sich aber immer von den sehr kleinen und dunkel gefärbten Zellen des Peritoneums unterscheiden lassen. Aus ihnen gehen dann die neuen Genitalzellen und vielleicht noch Nephridien hervor. Für Polychäten mit späterer Differenzierung der Genitaldrüsen nimmt er zwar ihren Ursprung aus dem Peritoneum an, so daß letzteres nach dem Verschwinden sämtlicher Genitaldrüsen diese wieder aus sich heraus bilden kann, stellt es sich aber so vor, daß auch hier stets Urgeschlechtszellen vorhanden sind. Dieselben sollen sich in ihrem Aussehen aber nicht von den Peritonealzellen unterscheiden lassen und erst dann kenntlich werden, wenn sie in der Fortpflanzungsperiode wachsen und sich in Genitalzellen eines der beiden Geschlechter umwandeln. Nach späteren Untersuchungen über die Ontogenese von *Spio* berichtet IWANOFF (1928), daß er bei diesem Polychäten bereits im Larvenstadium von 4—5 Segmenten Urgeschlechtszellen in der Zahl von 1—2 fand. »Sie liegen in der Mittelebene der ventralen Hälfte der Larvenleibeshöhle und können sowohl im Vorderende als auch im Hinterende und im mittleren Körperteil der Larve vorkommen, ohne an ein bestimmtes Segment gebunden zu sein.« . . . »Im Verlauf des Auswachsens neuer Segmente gehen die Urgeschlechtszellen (sie haben sich durch Teilung vermehrt), die bis dahin unter der

Splanchnopleura des Darmes in der medialen Bauchlinie desselben lagen, zuerst in das mediane lockere ventrale Mesenterium über, und danach, mit Umbildung desselben in das definitive zweischichtige Mesenterium, verbleiben einige Urgeschlechtszellen zwischen den Mesenteriumblättern und wandern längs derselben in die hinteren Segmente, während die übrigen Urgeschlechtszellen in die Dissepimente zwischen beiden Blättern hinaufkriechen und hier die Anlagen der beiden Geschlechtsdrüsen jedes Dissepimentes bilden.«

Demnach wurde für diesen Polychäten die Kontinuität der Keimzellen von IWANOFF recht weit zurück verfolgt.

Bei vielen Oligochäten sprechen neuere diesbezügliche Untersuchungen auch für eine Keimbahn.

Nach PENNERS (1929) sind Urkeimzellen von *Pelosclex benedeni* schon auf sehr frühen Entwicklungsstufen zu beobachten. »Es fanden sich in einem noch rundlichen Embryo, dessen Ectodermkeimstreifhälften sich vorn gerade vereinigt hatten, zwischen den Urmesodermzellen und dem Entoderm jederseits mehrere Urkeimzellen, die von vornherein durch ihren besonderen Bau und ihre Lage von den übrigen Mesodermzellen verschieden sind.« Aus ihrer frühesten Lage dicht an den beiden Urmesodermzellen folgert PENNERS mit großer Wahrscheinlichkeit, »daß die Urgeschlechtszellen in ganz bestimmter Weise von den Urmesodermzellen geliefert werden.« Für *Tubifex rivulorum* und *Pachydrilus lineatus* endlich glückte ihm und seinem Schüler STÄBLEIN (1930) der exakte Nachweis, daß die Urkeimzellen von den Urmesodermzellen gesproßt werden und nicht, wie MEYER (1929) bei *Tubifex rivulorum* behauptete, aus Material des Cöloblockes hervorgehen.

Meine eigenen Beobachtungen über die Herkunft der Keimzellen von *Diopatra* erstrecken sich leider nur auf die Reifephase des Tieres und können demnach keinen Anspruch darauf machen, diese Frage definitiv zu lösen. Jedoch scheinen sie mir Hinweise für das Vorhandensein einer Keimbahn zu geben.

Während die sekundären Ovarien, wie bereits erwähnt, keine ganz streng determinierte Lage an den Ventrobranchialgefäßen haben, ist das primäre Ovar, also das eigentliche Keimlager, stets an der gleichen Stelle am Ventralgefäß gelegen.

Angenommen, daß eine Umwandlung von Peritonealzellen in Keimzellen stattfindet, so wären demnach nur bestimmt lokalisierte Zellen dazu in der Lage. Dadurch wird schon diese angenommene Potenz der Peritonealzellen eingeengt.

Dazu kommt, daß dieses primäre Keimlager zuerst angelegt wird, und wie wir sehen werden, aus seinen Elementen die sekundären Gonaden gebildet und immer wieder erneuert werden.

Cytologisch lassen sich meine Befunde allerdings nicht ohne weiteres im Sinne einer Keimbahn auslegen. Im allgemeinen haben die Oogonien im primären Keimbezirk die für sie als charakteristisch geltende Kern-

struktur und weisen nur Unterschiede in ihrer Größe auf. Doch habe ich auch zuweilen solche Zellen im primären Ovar gefunden, bei denen ich nicht mit Sicherheit bestimmen konnte, ob es Oogonien oder Peritonealzellen waren (Abb. 4, *Pz*).

Dieselbe Schwierigkeit hatte JANDA (1912) bei *Criodrilus* festgestellt: »Der Unterschied zwischen den jungen Gonadenzellen und den gewöhnlichen Peritonealzellen der Septalwand ist kein deutlicher.«

Aber selbst die Tatsache, daß zuweilen eine Unterscheidung zwischen Peritonealzellen und Oogonien schwer ist, spricht noch nicht gegen

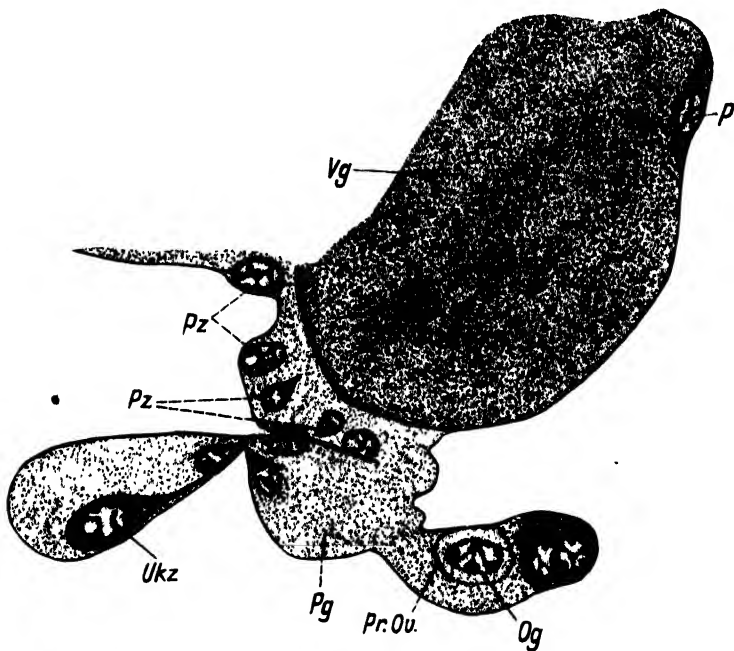


Abb. 4. Erste Anlage des primären Ovars (primärer Keimbezirk). *Og* Oogonie, *P* Kern der Gefäßwand, *Pg* Peritonealgewebe, *pr Ov* primäres Ovar, *Pz* zweifelhafte Urkeimzelle im Peritonealepithel, *Ukz* Urkeimzelle, *Vg* Ventralgefäß. SUSA, Hämalaun, Eosin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1450 \times .

die Annahme einer Keimbahn bei *Diopatra*. Es ist denkbar, daß Zellen zu bestimmter Differenzierungsrichtung determiniert sind, ohne daß es sofort morphologisch sichtbar wird.

Über die Struktur der ausgebildeten Urkeimzellen herrscht bei allen Autoren Einstimmigkeit. NUSBAUM (1908) beschreibt die wandernden Urkeimzellen von *Nereis* als leicht erkennbar, da ihr Plasma mehr oder weniger grobkörnig erscheint. Ihre Form ist meist oval, doch können sie auch amöboide Gestalt annehmen und gelegentlich auch spindelförmig oder etwas geschlängelt bandförmig werden, was mit den

aktiven Bewegungen dieser Zellen zusammenhängt. Die sich in ihren Gestalten stärker verändernden Zellen enthalten gewöhnlich viel weniger Körnchen als die mehr ovalen oder rundlichen, welche mehr passiv durch die peritonealen Elemente verdrängt werden.

Meine eigenen Beobachtungen stehen mit diesen Angaben durchaus in Einklang. Die stark granulierten Urkeimzellen fallen schon durch ihre Größe auf. Ihre Form ist in der Regel oval, häufig sind sie dabei auf der dem primären Ovar zugewandten Seite in einen sehr feinen, mehr oder weniger langen Protoplasmafortsatz ausgezogen (Abb. 5, *Ukz*). Mittels dieses Stieles scheinen sie zunächst im primären Ovar festzusitzen (Abb. 4, *Ukz*). Urkeimzellen in der Nähe des sekundären Ovars zeigen diesen Fortsatz teils gar nicht, teils weniger deutlich (Abb. 6, *Ukz*). Ihr Kern ist stets sehr groß und erscheint im Gegensatz zum Protoplasma

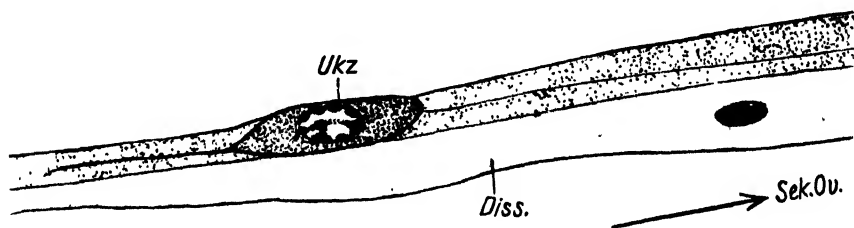


Abb. 5. Urkeimzelle mit Plasmafortsatz auf der Wanderung vom primären zum sekundären Ovar. *Diss* Dissepiment, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Ukz* Urkeimzelle. SUSA, Hämalaun, Eosin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1850 \times .

sehr hell gefärbt, wobei das Chromatin in großen Brocken eine periphere Lage einnimmt. Die Form der Kerne ist rund bis oval, je nachdem die Urkeimzellen runde oder ovale Gestalt haben.

Die bei vielen Polychäten von verschiedenen Autoren als aktiv beweglich beschriebenen Urgeschlechtszellen wandern bei *Diopatra* einzeln vom primären Ovar fort. Sie ziehen dabei auf direktem Wege entlang. In der Regel setzen sie sich an ziemlich bestimmter Stelle des Ventrobranchialgefäßes fest und bilden hier das sekundäre Ovar. Dabei erfolgt ihre Fortbewegung nicht passiv durch Wachstumsverschiebungen der Gewebe — dieser seltenere Fall wird von MALAQUIN (1924) bei *Salmacina Dysteri* beschrieben, wo die Gonocyten bei der Neubildung normaler Segmente »sont transportés passivement, . . . et cheminent à la manière des jalons d'un glacier«, — sondern sie wandern bei *Diopatra* aktiv zu ihrer Reifungsstätte, auch noch zu Zeiten, wenn das Segment völlig ausgewachsen ist und daher eine passive Verschiebung unmöglich ist. Bei ihrer Wanderung erleiden sie aber keine sehr weitgehende — amöboide — Formveränderung, sondern haben etwa ovale bis spindelförmige Gestalt.

IWANOFF (1907) fand, daß bei regenerierenden Tieren von Spioniden die Urkeimzellen stets aus dem alten Ovar an den Wandungen der Blutgefäße direkt entlang wanderten. Sie stiegen längs des Genitalastes nacheinander zu dem Ventralgefäß herab und an diesem weiter in der Richtung des Regenerates. Auf ihrer Wanderung fand IWANOFF die Urgeschlechtszellen nicht zerstreut, sondern in langer Reihe ziehend, wobei sie durch einen ununterbrochenen Strang sehr zarten Gewebes

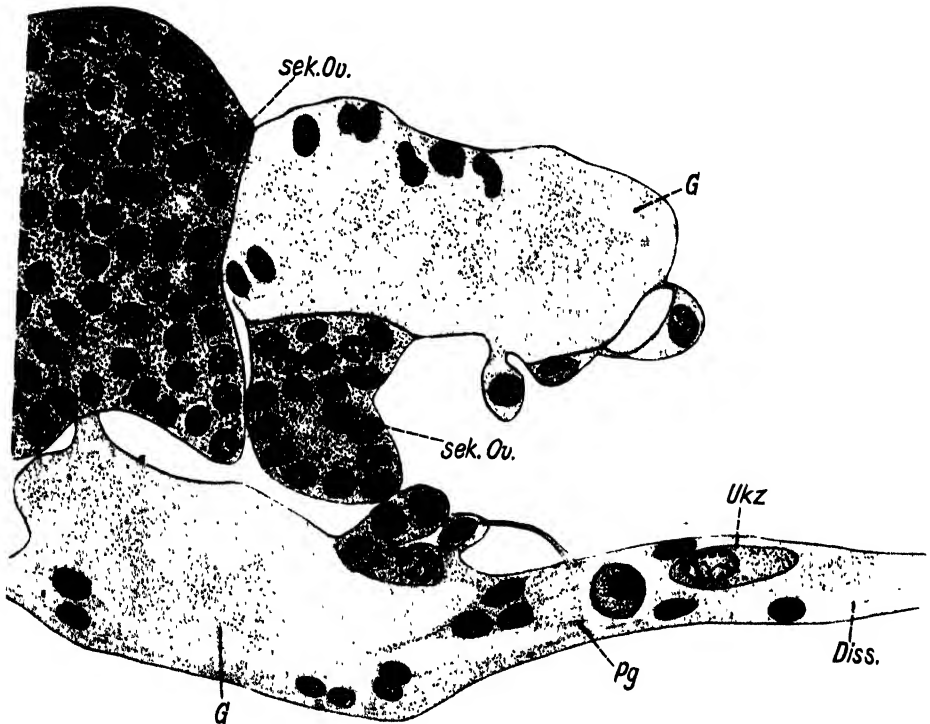


Abb. 6. Sekundäres Ovar mit zuwandernder Urkeimzelle. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Pg* Peritonealgewebe, *sek Ov* sekundäres Ovar, *Ukz* Urkeimzelle. Susa, Hämalaun. Eosin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times .

miteinander in Verbindung standen. Aus dem Aussehen des Stranges, welcher an denjenigen Stellen, wo keine Urkeimzellen lagen, enger wurde und zusammenfiel, schließt IWANOFF auf eine Schlauchform dieses zarten Gewebes. Ohne in die sekundäre Leibeshöhle zu geraten, sollen die Urgeschlechtszellen in diesem Schlauch entlang ziehen.

Die Urkeimzellen bei *Diopatra* scheinen sich einerseits auch in einem Schlauch von Peritonealgewebe vom primären zum sekundären Ovar hin zu bewegen, können aber auch frei auf dem Dissepiment durch die sekundäre Leibeshöhle ziehen.

III. Cytologie des Ovars.

Die Gonaden der Anneliden zeigen in bezug auf Verteilung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Keimprodukte Differenzen. Im primitivsten Falle liegen alle Stufen von Keimzellen regellos in der Gonade zusammengehäuft.

Bei den höher differenzierten Polychäten ist dagegen eine deutliche Sonderung in keimerzeugenden Abschnitt und in Wachstumszone im Ovar mehr oder weniger ausgeprägt.

Über die Zellanteile in den Ovarien von *Diopatra cuprea* macht ANDREWS (1891) folgende Angaben: » . . . the one (part) applied to the septum, a densely aggregated collection of nuclei in protoplasmic matrix . . . where nuclear division appears to take place actively . . . the other projecting into the body cavity freely«. Er beschreibt damit eine Vermehrungs- und Wachstumszone.

Diese Beobachtungen an *Diopatra cuprea* kann ich im wesentlichen für die von mir untersuchten *Diopatra*-Arten bestätigen. Im sekundären Ovar sind zwei Regionen zu unterscheiden: im basalen Teil, in Gefäßnähe, eine protoplasmatische Matrix mit zahlreichen Kernen, Oogonien (Abb. 7, *Og*), darauf eine Zone von Oocyten in Synapsisstadien (*Sy*), und, in die Leibeshöhle hineinsprossend, schließlich die Wachstumszone der Oocyten (*Oc*). Dabei möchte ich aber, in Ergänzung zu ANDREWS, besonders betonen, daß das primäre Ovar als das eigentliche Urkeimlager anzusehen ist. Wie bereits oben angegeben, wandern die am Ventralgefäß gebildeten Urkeimzellen an eine ziemlich fest bestimmte Stelle des Ventrobranchialgefäßes, wo durch Vermehrung derselben und durch erneute Hinzuwanderung von Urkeimzellen die sekundären Ovarien angelegt werden.

Die jüngsten, als Keimzellen zu deutenden Zellen machen eine mehr oder weniger lange Vermehrungsperiode durch, bevor sie als Oocyten erster Ordnung ihr Wachstum beginnen. Die frühere Annahme, wie wir sie bei BRAEM (1894) für *Ophryotrocha puerilis* finden, ging dahin, daß sich die Oogonien amitotisch vermehrten. KORSCHOLT (1894) aber zeigte am gleichen Objekt, daß die vermeintlichen amitotischen Stadien in Wirklichkeit Vorbereitungen für die Mitose sind. Nach meinem Dafürhalten ist P. IWANOFF (1928) auch ein Irrtum unterlaufen, wenn er behauptet, daß sich die Urgeschlechtszellen von *Spio* beständig durch amitotische Teilung vermehren. Heute gilt es sonst für alle Polychäten als sicher, daß sich die Oogonien nur durch echte Mitose vermehren, was ich auch einwandfrei bei *Diopatra* beobachten konnte. Doch waren

derartige Teilungsstadien im primären Ovar selten zu sehen, woraus ich schließe, daß die Mitose sehr rasch abläuft.

Allgemein gültig für die Polychäten ist auch die Beobachtung BERGMANN'S (1903) an *Hesione sicula*, wonach die jüngeren Keimzellen den Wandungen der Blutgefäße näher anliegen als die älteren. Es steht fest, daß die Blutflüssigkeit für die Eizellen eine hervorragend ernährende Rolle spielt, ja, ihnen in manchen Fällen sogar den Impuls zur Ent-

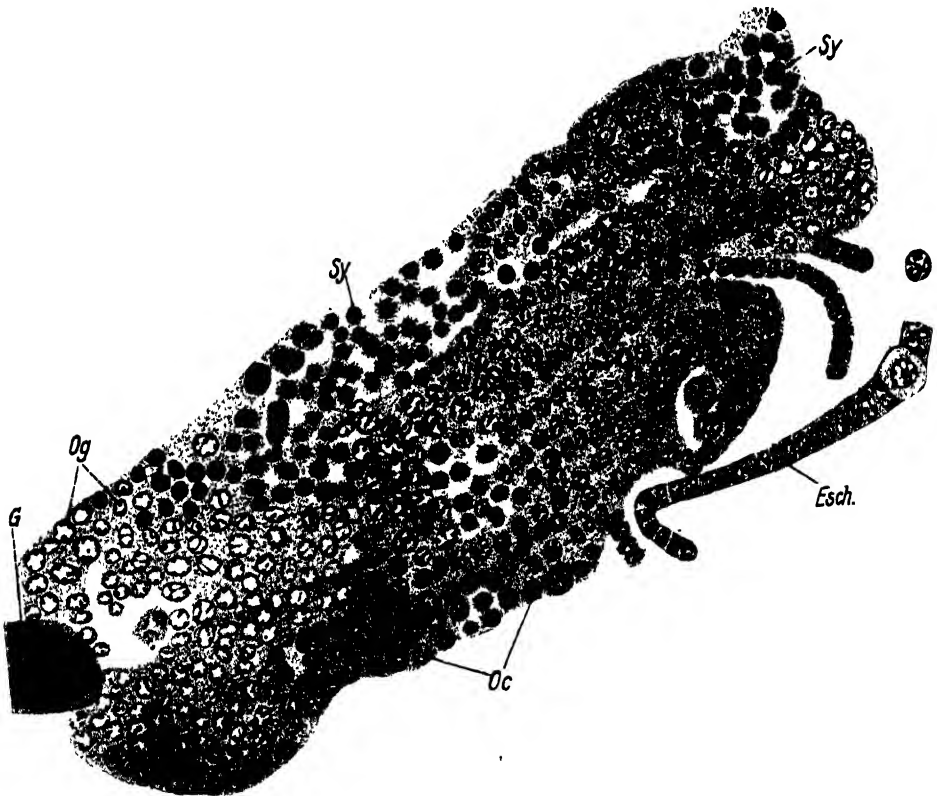


Abb. 7. Übersichtsbild des sekundären Ovars. Esch Eschnur, G Gefäß, Oc Oocyte. Og Oogonie, Sy Synapsisstadium. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Obj. 7. Vergr. 625 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

wicklung gibt, wie es FAURÉ-FREMIET (1924/1925) von den Keimzellen bei *Sabellaria* berichtet: Selbst noch Oocyten verfallen im Laufe ihrer Entwicklung infolge ihrer Anordnung in morulaartigen Komplexen dem Entwicklungsstillstand oder sogar der Degeneration, wenn sie von der Gefäßoberfläche verdrängt werden.

Auch bei *Diopatra* sitzen die Ovarien mit ihrem basalen Teile den Gefäßwandungen eng an, und da die jüngsten Keimzellen, wie bereits

erwähnt, an der Basis der Gonaden liegen, ist auch hier die ernährende Funktion des Blutes für die jüngsten Eistadien ohne weiteres klar.

Bezüglich der Struktur der ausgebildeten Oogonien herrscht bei den Polychäten weitgehende Übereinstimmung. Daher können die Angaben MEYERS (1886/1887) für die Vermehrungszone im Ovar von *Amphitrite rubra* im großen und ganzen auch auf *Diopatra* bezogen werden. Die Vermehrungszone stellt nach MEYER eine Zellmasse dar, deren Protoplasma kaum merklich in Zellbezirke eingeteilt ist und ziemlich helle, rundliche Kerne mit je einem dunklen Kernkörperchen enthält. Hierauf folgt eine Region, wo zahlreiche Mitosen auf eine starke Zellvermehrung hinweisen.

Sehr schwierig und meist unmöglich ist es, die Zahl der Teilungen festzustellen, die jede Oogonie vor ihrer Umwandlung in Oocyten durch-

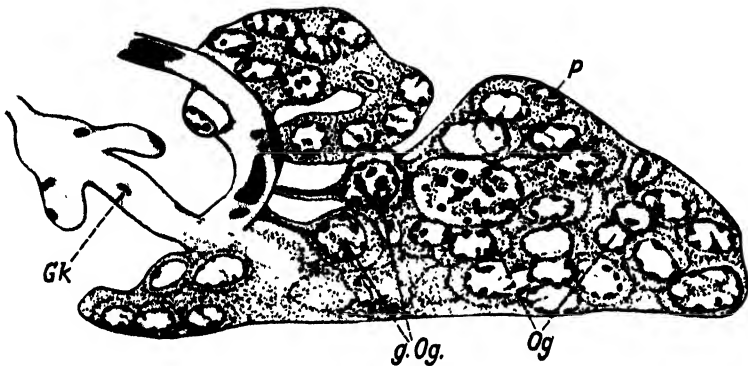


Abb. 8. Verschiedenheiten der Oogonien im primären Ovar. Die plasmatischen Fortsätze zweier Oogonien sind deutlich sichtbar. Gk Gefäßklappe, g.Og gestielte Oogonie, Og Oogonie, P Peritonealkern. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ. Komp.-Oc. 8, Immersion. $\frac{1}{12}$. •
Vergr. 1450 \times .

macht. Daher sind solche Angaben bei Polychäten auch nur sehr spärlich. FAURÉ-FREMIET (1924/1925) nimmt bei *Sabellaria* mehr schätzungsweise vier Oogonienteilungen an, da die Oocyten stets in kleinen Zellgruppen von 16 zusammenliegen.

Nach meinen Untersuchungen sind die Angaben von ANDREWS (1891) für die Vermehrungszone bei *Diopatra cuprea* auch für die anderen *Diopatra*-Arten zutreffend: »In the solid matrix near the septum, we find no cell walls to be visible, but there the nuclei are small and closely packed in a common protoplasmic mass. Immediately about the blood-capillaries the nuclei remain small.« Allerdings beschränken sich seine Angaben nur auf das sekundäre Ovar.

Im primären Ovar, dem eigentlichen Urkeimlager, fand ich folgende Verhältnisse (Abb. 8): Dem Ventralgefäß mehr oder weniger eng angelagert, liegt ein größerer Zellkomplex, dessen Kerne in verschiedensten

Größen ähnliche Struktur haben (*Og*). Die Kerne erscheinen sehr hell, da das Chromatin in einzelnen Körnern auf einem sehr feinen Reticulum peripher gelagert ist. Nucleoli waren nicht immer einwandfrei festzustellen, da das Chromatin meist die Gestalt von runden Körnern hat und in Form und Färbung nicht von den Nucleolen zu unterscheiden ist. Abgesehen von ihrer Größe weichen die Kerne auch in ihrer Form voneinander ab. Es sind alle Übergänge zwischen völlig runden bis stark elliptischen Kernen vorhanden. Das Plasma der Oogonien ist etwas dunkel gefärbt, Zellgrenzen lassen sich jedoch nicht immer einwandfrei feststellen. Neben diesen unscharf gegeneinander abgegrenzten Urkeimzellen gibt es solche, deren Kerne im wesentlichen die gleiche Struktur aufweisen, sich aber dadurch von den anderen unterscheiden, daß ihr Plasmaleib deutlich gegen ihre Umgebung abgesetzt und vor allem in einen feinen Stiel verlängert ist (*g Og*). Ihr Kern ist auch leicht zugespitzt in diesen Stiel hineingezogen. Mit ihrem Fortsatz sitzen die Oogonien dem Ventralgefäß an, bis sie später zur Bildung der sekundären Ovarien abwandern. Der ganze primäre Keimbezirk ist von einer Peritonealmembran umschlossen, in welcher typische peritoneale Kerne (*P*) sichtbar sind.

Solche rein oogonialen Keimbezirke sind bei anderen Polychäten kaum beschrieben worden. Fast immer wurden neben Oogonien auch Oocyten in den Ovarien gefunden. In gewisser Weise ließe sich nur der sogenannte »sterile thoracale Keimstock« der meisten Capitelliden (EISIG 1887) damit vergleichen. Dieser »verharrt zeitlebens auf der Stufe der Kernwucherung. Zwar wachsen die Kerne teilweise und zeigen damit die Tendenz, zu Keimbläschen werden zu wollen, aber weiter bringen sie es nicht; denn es kommt weder zu einer Umgebung mit Zellsubstanz, noch zu einer Ausbildung von Keimflecken. Solche Kerne kann man als sterile bezeichnen.« Eine Abwanderung dieser Keimzellen aber in andere Bezirke, wie ich sie vom primären Ovar beobachten konnte, wird von EISIG nicht beschrieben.

Dieselben Oogonien, wie sie für das primäre Keimlager charakteristisch sind, fand ich auch an der Basis des sekundären Ovars. Daneben aber sind hier Synapsisstadien sehr häufig, in denen alle Kerne gleiche Größe haben. Von diesem Zeitpunkt an treten die Oogonien in die Wachstumsphase ein, sind also Oocyten geworden. Das Übergangsstadium von einer Phase in die andere ist jedoch schwer feststellbar. Wie bei den meisten Polychäten ist es auch für die *Diopatra*-Arten unmöglich, die Zahl der den Oocyten vorausgehenden Oogonienteilungen zu ermitteln. Es sei bereits an dieser Stelle erwähnt, daß diejenigen

Zellen, die zu Nährzellen werden, mehr Teilungen durchmachen als die späteren Eizellen.

Die Angaben von ANDREWS (1891) über die Wachstumszone bei *Diopatra cuprea* sind nur recht dürftig: »Towards the periphery of the ovary the cells increase in size and often show a linear arrangement and then, when still larger, exhibit cellboundaries . . . The cells present a festoon-like collection of cell strings or necklace-like loops, each capped by an ovum at its protuberant, free part.«

Die Grenze zwischen Vermehrungs- und Wachstumszone wird im sekundären Ovar der untersuchten *Diopatra*-Arten ungefähr von den Synapsisstadien bezeichnet. Denn die Oocyten werden als solche erstmalig im Synapsisstadium identifizierbar, vorher ist eine Unterscheidung von den Oogonien nicht möglich. In der Synapsiszone sind die Zellgrenzen bereits sehr deutlich, und oft ist eine reihen- oder ringförmige Anordnung der nunmehrigen Oocyten nicht verkennbar. Die Plasmazone ist zunächst noch sehr schmal und zeigt bei allen Oocyten, ebenso wie der Kern, übereinstimmende Struktur. Das Plasma ist von homogener Beschaffenheit, das Kernchromatin hat die für das Synapsisstadium typische Anordnung. In dem nun folgenden Stadium des beginnenden Wachstums wird das Chromatin aufgelockert und im Kern zerstreut. Jetzt sind auch die Nucleolen, die in Ein- bis Zweizahl auftreten und runde, mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Körper vorstellen, deutlich zu erkennen. Das Plasma verändert sich zunächst kaum. Die Form der Oocyten ist rund, nur hin und wieder durch enge Lagerung etwas deformiert. Nach der Oberfläche des Ovars schreitet das Wachstum der Oocyten immer weiter fort. Dabei zeigt es sich bereits, daß nicht alle Keimzellen gleichmäßig wachsen, sondern einzelne ihre Geschwister um ein bedeutendes an Größe überholen. Diese vergrößerten Zellen sind die künftigen Eizellen, während die langsam wachsenden noch zahlreiche mitotische Teilungen durchmachen und zu Nährzellen werden.

E. Eieschnüre.

I. Bildung der Eieschnüre und Determination der Eizellen.

Wie bereits oben mitgeteilt, differenzieren sich bei den *Diopatra*-Arten nach dem Synapsisstadium zwei Zellarten heraus, welche sich längere Zeit nur durch ihre Größe voneinander unterscheiden lassen. Dabei ordnen sich die Zellen schnur- oder ringförmig an, so daß die späteren Zellstränge schon deutlich erkennbar sind. Die Mitte der Schnur wird von der Eizelle eingenommen, wie es auch ANDREWS (1891)

für *Diopatra cuprea* angibt: »The spherical ovum is seen to be provided with two nearly equal tails or strings of cells.« Die jüngsten von mir als solche erkannten Zellstränge bestanden bei *Diopatra neapolitana* aus je drei Zellen in kranzartiger Anordnung (Abb. 9, *Zstr*). Zur Zeit ihrer

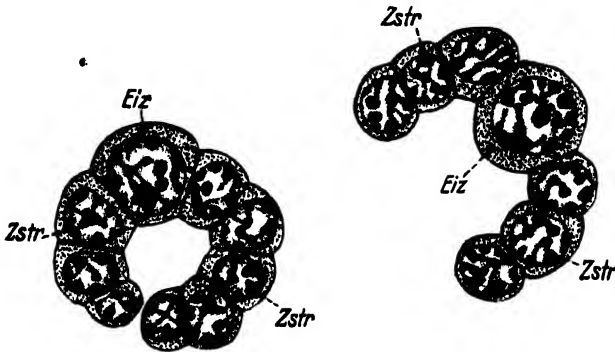


Abb. 9. Zwei junge Eischnüre aus dem sekundären Ovar von *Diopatra neapolitana*. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1450 \times .

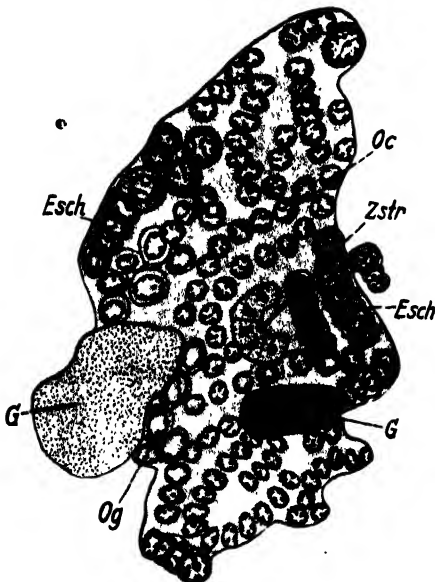


Abb. 10.



Abb. 11.

Abb. 10. Entwicklung der Eischnüre im sekundären Ovar von *Diopatra amboinensis*. *Esch* Eischnur, *G* Gefäß, *Oc* Oocyten, *Og* Oogonien, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 1, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 446 \times .

Abb. 11. Einzelne Eischnur mit Mitosen (vgl. Abb. 10). *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1450 \times .

vollen Ausbildung aber beträgt ihre Zahl je etwa 32 Zellen, wobei größere oder kleinere Schwankungen vorkommen. Sie machen also noch zahlreiche Teilungen durch, nachdem die Eizelle sie schon erheblich an Größe übertraffen hat. Bei Beginn der Schnurbildung stehen alle Zellen ungefähr auf gleichem Teilungsstadium (Ab. 10 u. 11, *Zstr*).

In der Regel liegen Ei- und Schnurzellen zunächst in einer Reihe, so daß die beiden Stränge dem Ei von zwei einander gegenüberliegenden Seiten ansitzen (Abb. 12, *Zstr*). In dem Maße aber, wie das Ei weiter-

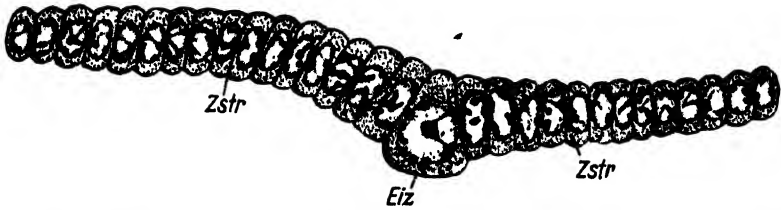


Abb. 12. Eine Eischnur aus dem Cölon von *Diopatra amboinensis* mit noch ursprünglich geradliniger Anordnung der Zellen. Die große Eizelle springt schon deutlich hervor. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Ocular 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1450 \times .

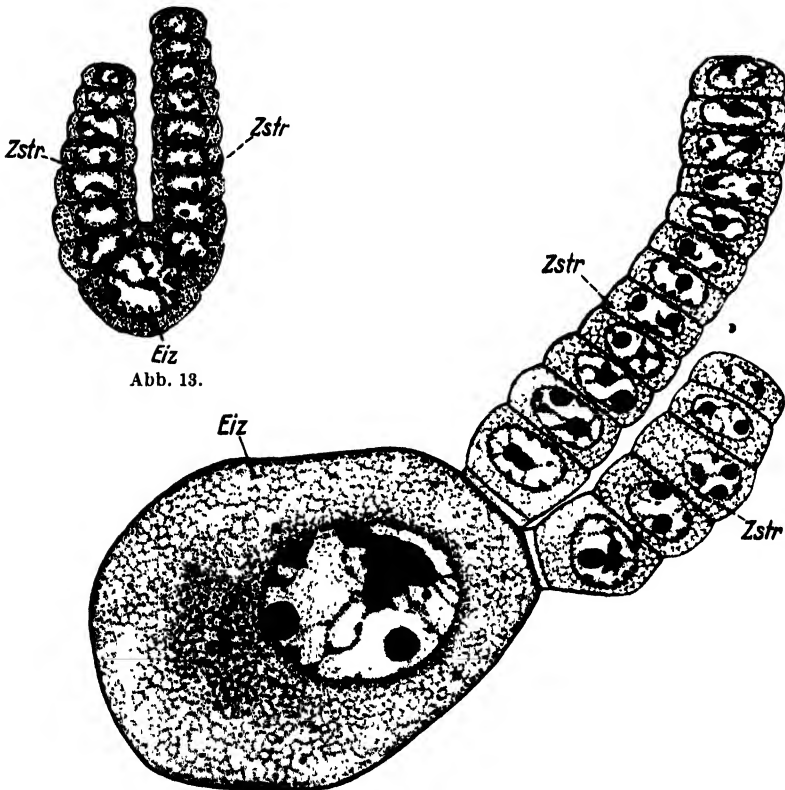


Abb. 13.

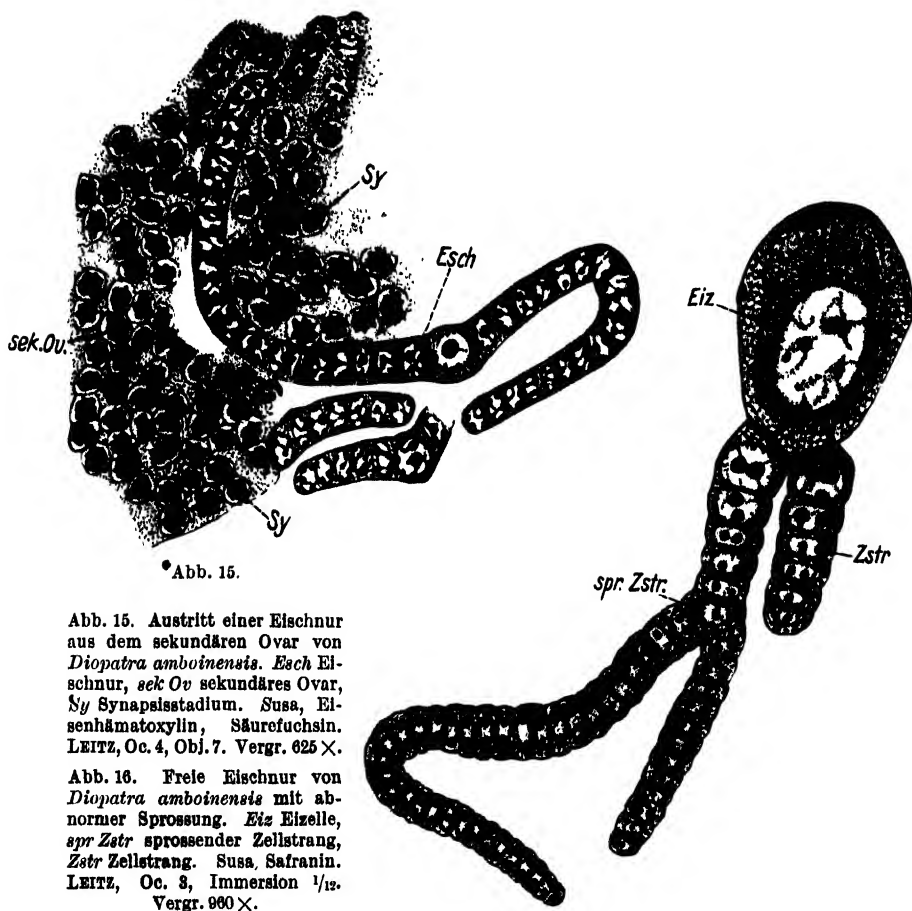
Abb. 14.

Abb. 13. Freie Eischnur von *Diopatra amboinensis*. Fortgeschrittenes Stadium. Bezeichnungen wie Abb. 12.

Abb. 14. Freie Eischnur von *Diopatra amboinensis*. Endstadium. Bezeichnungen wie Abb. 12.

wächst, wandern beide Schnüre herum (Abb. 13, *Zstr*), so daß sie schließlich dicht nebeneinander an einem Eipol liegen (Abb. 14, *Zstr*). Diese Wanderung scheint nicht aktiv zu sein, sondern ist vielmehr durch das

einseitige Wachstum der Eizelle nach der späteren freien Seite hin bedingt. Die Eizelle keilt gewissermaßen nach außen aus. In der Regel verlassen die Eischnüre das Ovar schon sehr frühzeitig, kurz nachdem die Eizelle ihre Geschwister etwas an Größe übertroffen hat, um das weitere Wachstum in der Leibeshöhle zu vollenden. Ihr Austritt aus



dem Ovar scheint dadurch zu erfolgen, daß die Schnüre an einem Ende herausgedrückt werden, wobei die Peritonealhülle an dieser Stelle durchbrochen wird (Abb. 15, Esch).

Die im Cölom frei flottierenden Zellschnüre hängen an der Eizelle in geldrollenähnlicher Anordnung, wobei die dem Ei zunächst gelegenen Zellen am größten sind. ANDREWS (1891) gibt für *Diopatra cuprea* an, daß: »the branching of the strings is common«, was ich aber bei allen vier von mir untersuchten *Diopatra*-Arten nur in seltenen Fällen fand

und nicht für das Normale halte (Abb. 16, *spr* Zstr). Auch das Vorkommen von zwei Eizellen in einer Schnur, wie es bei den parasitischen Copepoden, den Notodelphyiden (GIESBRECHT 1882) als Regel vorkommt, gehört bei *Diopatra* zu den Ausnahmen. In solchen Fällen fand ich beide Eizellen entweder durch eine Anzahl von Nährzellen voneinander getrennt (Abb. 17, *Eiz*) oder auch dicht nebeneinanderliegend. Sie waren dabei von etwa gleicher Größe. Ob sie aber beide zur Reife kommen, oder ob eine wieder rückgebildet wird, kann ich nicht entscheiden.

Von den vielen im Ovar angelegten Oocyten gelangt also nur ein sehr geringer Bruchteil, weniger als 2 Prozent, zu seiner ursprünglichen

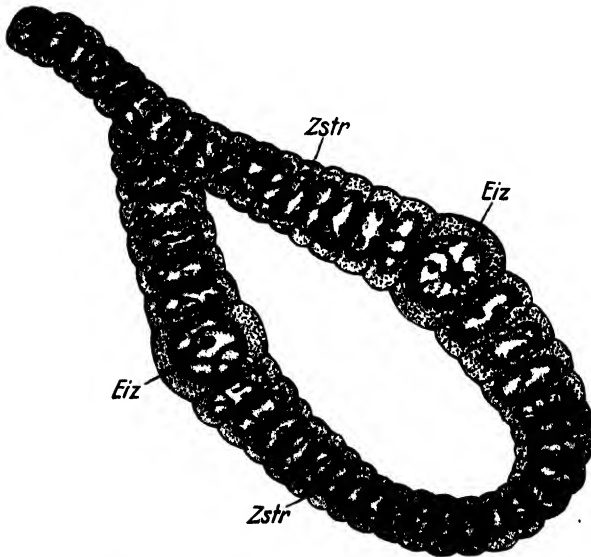


Abb. 17. Zwei Eizellen in einer Eischnur von *Diopatra amboinensis*. *Eiz* Eizelle, *Zstr* Zellstrang. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times .

Bestimmung als Keimzellen. Alle übrigen Oocyten sinken zur Bedeutung von Nährzellen herab, was später ausführlich nachgewiesen werden wird. Es erhebt sich demnach ohne weiteres die Frage, ob von vornherein ganz bestimmte Oocyten dazu prädestiniert sind, Eizellen zu werden, oder ob ihr Schicksal von Außenfaktoren, also mehr zufällig, bedingt ist.

Für die Polychäten ist die Frage der Determination der Eizelle noch sehr wenig geklärt, obwohl bei ihnen eine Differenzierung in Ei- und Nährzellen weit verbreitet ist. BRAEM (1894) gibt bei *Ophryotrocha* auf dem Oocytenstadium Unterschiede in der Struktur der Keimzellen an, je nachdem, ob sie zu Ei- oder Nährzellen werden. Er nimmt dabei äußere Faktoren als Ursache dieser Differenzierung an. Von den in-

differenten Zellen sollen diejenigen zu Nährzellen werden, die am frühesten aus dem Verbande der übrigen Ovarialzellen heraus und an die Oberfläche treten. Sie werden direkt von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült, welche den tiefer gelegenen, späteren Eizellen nur durch ihre Vermittlung zugeführt wird.

Auf die Frage nach der Determination der Eizelle gehen EULENSTEIN (1914) bei *Onuphis* und DONS (1909) bei *Tomopteris* näher ein. Bereits im Ovar von *Tomopteris* ordnen sich je acht Oocyten zu einer Gruppe an, die zunächst alle gleichmäßig wachsen. Gemeinsam lösen sie sich aus dem Ovar. Sieben Zellen erleiden einen Entwicklungsstillstand, während die achte weiterwächst. Die eigentliche Ursache für die Determinierung einer Oocyte zur Eizelle bleibt DONS unklar. Als Nebenursache aber faßt er die gegenseitige Lage der Oocyten im Ovar auf. Oft ist nämlich die Eizelle, welche ihre Geschwisterzellen im Wachstum hinter sich zurückläßt, im Keimlager oberflächlich gelegen. Ihre günstige Lage mag ihre rasche Entwicklung in solchen Fällen bedingen, da diese Oocyte von Cölomflüssigkeit direkt umspült wird und daher einen relativ reicheren Nahrungszustrom erfährt als ihre Geschwisterzellen. Die gleiche Ansicht wie DONS vertritt EULENSTEIN für die Onuphiden. CHUN (1888) dagegen, welcher seine Studien auch an *Tomopteris* machte, ist der Meinung, daß die Lagerung für die spätere Ausbildung zur Eizelle nicht maßgebend ist, bald liege nämlich die künftige Eizelle randständig, bald werde sie allseitig von Zellen umgeben.

Auffällig ist es in den eben genannten Fällen, daß einerseits infolge reichlichen Zustroms von Cölomflüssigkeit Nährzellen entstehen (*Ophryotrocha*), anderseits aber Eizellen (*Tomopteris*) sich herausdifferenzieren. Jedenfalls geht daraus hervor, daß die Lage im Ovar keine alleinige Rolle bei der Determination der Eizellen spielt.

Diese Ansicht vertrete ich auch für die vier untersuchten *Diopatra*-Arten. Denn oft liegen die Zellstränge, deren Mitte die Eizelle einnimmt, in einer Reihe der peritonealen Bekleidung des Ovars an, und stehen darum alle Zellen der Schnur unter den gleichen günstigen Ernährungsbedingungen. In anderen Fällen wieder tritt die Differenzierung zur Eizelle ein, wenn der Zellkomplex im Innern des Ovars, wo also die ernährende Rolle der Leibeshöhlenflüssigkeit nicht sehr groß sein kann, gelagert ist.

Dieser Befund zeigt Übereinstimmung mit den Angaben PAULCKES (1901) über die Differenzierung der Eizellen bei *Apis*. Auch dort ist ein bestimmter Platz in der Eiröhre für die Entstehung der Eizellen jedenfalls nicht ausschlaggebend, denn sie liegen anfangs sowohl in der Mitte als auch am Rande der Eiröhre.

Andererseits weist die centrale Lage der Eizelle bei *Diopatra* innerhalb der Nährstränge darauf hin, daß nicht Zufall ihr Schicksal bestimmt. Es gilt also auch hier wieder das Problem: Wie gelangt die Eizelle vor ihren Geschwisterzellen allein dazu, das überall im Ovar reichlich strömende Nährmaterial an sich zu ziehen und zu dotterbildender Tätigkeit zu verwenden?

Diese Fähigkeit ist, nach Ansicht von LUBOSCH (1914), wohl einer exakten Erkenntnis nicht zugänglich: »Warum eine Eizelle stärker wächst als die andere, warum aus einer Gruppe von Zellen gerade diese eine zur Eizelle wird, die andere nicht, das wissen wir nicht. Wir wissen nicht, wie es zugeht, daß die Nährflüssigkeit von allen Zellen gerade nur in diesen Eizellen gespeichert wird. Aber ein genaues Studium der Differenzierung von Ei- und Nährzellen wird wohl manche Besonderheiten im Bau der jungen Oocyten aufdecken können, die — wenn auch nicht Ursachen — so doch Anzeichen dieser besonderen Qualität der Eizellen sind.«

II. Bedeutung und Schicksal der Eischnüre.

Bei vielen Tieren sind den wachsenden Eiern mehr oder weniger Zellen zugesellt, welche sich in der Regel als Nährzellen erwiesen haben. Bei den Archianneliden ist die Tendenz realisiert, Geschwisterzellen zum Aufbau weniger Eizellen zu verbrauchen: »Es entwickeln sich hier bei weitem nicht alle Eier, sondern aus der großen Anzahl der Eianlagen nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl. Die Mehrzahl der Eier dient zur Ernährung der wenigen, die sich weiter entwickeln« (SCHIMKEWITSCH 1895). Ähnliche Verhältnisse herrschen bei *Aricia*. SCHAXEL (1913) konnte zwar keine, in bestimmter Zahl und Anordnung jeder Oocyte als Nährzellen beigegebene, abortive Eizellen beobachten, stellte jedoch fest, daß von den gruppenweise zu acht beisammenliegenden Oocyten nicht alle zur völligen Entwicklung gelangten. Die in der Wachstumsphase ihren Geschwistern voraneilenden Zellen schienen die zurückgebliebenen zu resorbieren.

Auf sehr primitiver Stufe stehen die Nährzelleinrichtungen der Enchytraen (VEJDOWSKY) nach LUBOSCH (1914). Die »Cytoide« kriechen aktiv ins Ei hinein, nachdem sie in ihrem Innern kleine Fetttropfchen ausgeschieden haben. Eine Zeitlang ernähren sie sich von der Eisubstanz, werden dann aber resorbiert, und aus ihrem Körper entstehen Dotterkörnchen. Da sie eine ernährende Rolle spielen und Voraussetzung für die Entwicklung der Oocyten sind, ist es angängig, daß VEJDOWSKY sie als Nährzellen ansieht. Eine ebensolche Bedeutung

für die wachsenden Geschlechtsprodukte sollen die freien Cölomzellen von *Lopadorhynchus* (MEYER 1900/1901) haben. Sie sind mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen erfüllt und treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der Keimprodukte in überaus reichlicher Menge auf. Offenbar führen sie den Geschlechtsprodukten die zu ihrer Reifung notwendigen Nährstoffe zu. Wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, sind die freien Cölomzellen verschwunden, indem sie sich völlig aufgelöst haben.

Von diesen primitiven Verhältnissen einer Versorgung der wachsenden Oocyten mit Nährzellen an, gibt es bei den Polychäten alle Stufen der Ausbildung von Nähreinrichtungen des Eies. Angefangen von der einen Nährzelle am Ei von *Ophryotrocha* (BRAEM 1894), KORSCHOLT 1894), führt der Weg der nutritiven Eibildung über *Myzostoma* (WHEELER 1897) mit zwei Nährzellen bis zu den zahlreichen, regelmäßig angeordneten abortiven Eizellen von *Tomopteris* (CHUN 1888, VEJDOWSKY 1878), *Bonellia* (VEJDOWSKY 1878, SPENGEL 1879), Onuphiden (EULENSTEIN 1914) und *Chaetogaster* (DEHORNE 1923). Bei einigen dieser genannten Formen hat sich eine ganz konstante Zahl von Nährzellen der definitiven Eizelle zugesellt. Bei *Tomopteris* stellte CHUN (1888) sieben fest. Dem Ei von *Chaetogaster* (DEHORNE 1923) sind stets 31 zugeordnet.

Wie bereits aus dem Vorhergehenden ersichtlich, ist die Zahl der Nährzellen in jeder Schnur von *Diopatra* dagegen nicht konstant, sondern zeigt Schwankungen um die Zahl 32 herum.

Obwohl ANDREWS (1891) über die Zellstränge von *Diopatra cuprea* in vielem sehr richtige Angaben macht, hat er das Schicksal der typischen Schnüre doch völlig verkannt: »The most noticeable feature in the formation of the reproductive cells in these Annelids lies in the fact that the ova in the female are accompanied during a considerable part of their growth, while free in the body-cavity liquid, by a collection of ovarian cells, cell-strings, having no apparent function, though at first identical with the ovum itself... The fate of the cell-strings could not be determined, but some observations indicate that they gradually disintegrate and fall off... The egg finally gets rid of these intact appendages altogether and completes its growth as a simple, spherical cell.« Wenn die Zellstränge nach seiner Ansicht überhaupt eine Funktion haben, so sieht er sie als mechanische Unterstützungen der Eizelle an.

Richtig ist es nach meinen eigenen Beobachtungen an den vier von mir untersuchten *Diopatra*-Arten, daß das Ei während seiner Wachs-

tumsphase in der Leibeshöhle lange Zeit von Zellen begleitet wird, die anfangs mit der Eizelle identisch sind. Unrichtig aber ist die Behauptung von ANDREWS, daß das Ei »finally gets rid of these intact appendages altogether«. Es ist leicht verständlich, daß er zu dieser Annahme gelangte, da er die ältesten Eier, wie es tatsächlich der Fall ist, allein in der Leibeshöhle fand. Auch ich neigte anfangs zu dieser Meinung, da der Zusammenhang zwischen älteren Ei- und Schnurzellen ziemlich locker wird. Ein leichter Druck auf das Deckglas genügt bei Totalpräparaten, um an den Eizellen die Stränge abzutrennen.

Dieselbe Beobachtung machte EULENSTEIN (1914) bei Onuphiden, welcher über das definitive Schicksal der Nährzellen folgende Angaben macht: »Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, so daß es der Nährzellen nicht mehr bedarf, so treten an diesen Degenerationserscheinungen auf, wobei der Kern seine regelmäßige Gestalt verliert und sich allmählich aufzulösen scheint. Gleichzeitig schwindet der Zusammenhang zwischen Begleitzellen und Ei, der schon längere Zeit sehr lose war, ganz. Der Haufen wird dann wahrscheinlich von der Cöloflüssigkeit resorbiert. Die Degeneration muß sehr schnell vor sich gehen, denn an Objekten, die sehr viel reife Eier ohne Nährzellen, daneben aber noch jüngere Entwicklungsphasen enthielten, waren nie abgestoßene Haufen zu finden.«

Jüngere Eizellen bei *Diopatra* sind, wie erwähnt, stets mit zwei langen Zellschnüren versehen, die den ältesten Eiern fehlen. Abgestoßene Nährstränge fand ich nur sehr selten in der Leibeshöhle und in den Nephridien. Daß aber eine Resorption derselben durch die Cöloflüssigkeit derartig schnell vor sich gehen sollte, wie es EULENSTEIN bei den Onuphiden annimmt, hielt ich für unwahrscheinlich. Es müßten sich dann immerhin Reste von Nährzellen nachweisen lassen, was BERGMANN (1903) bei Onuphiden allerdings gefunden hat.

In der Tat erwiesen sich meine Zweifel bei *Diopatra* als berechtigt. Es gelang mir nämlich festzustellen, daß die Zellstränge quantitativ als Nährmaterial der Eizelle verbraucht werden.

ANDREWS (1891) hatte diese Möglichkeit theoretisch abgelehnt: »In this case there seems no ground for assuming that the ova derive nourishment directly from the ovarian cells, or at least from the separated ones of the cell-strings; the early presence of a firm egg-membrane precluding any ingestion of entire cells, while the radial pores in the membrane, even if they are present at an early stage, are too small to take in yolk-bodies as solids, much less entire cells. Of course it cannot be denied that pseudopodia-like processes, or continuity of protoplasm, may exist

between ovum and cell-strings, but the small area of the ovum occupied by the attachment of these strings would seem to be insufficient to account for the large increase of bulk taking place in the ovum.«

Demgegenüber habe ich festgestellt, daß zwischen den wachsenden Eizellen und den beiden, ihnen anliegenden Nährzellen zeitweise plasmatische Verbindungen bestehen. Die Eihülle ist an diesen Stellen unterbrochen. Die Plasmabrücke zeigt in seltenen Fällen deutoplasmatische Einschlüsse, wie denn überhaupt in den Nährzellen Dotter nur selten, und auch dann nur in verschwindender Menge, gebildet wird. Der Über-

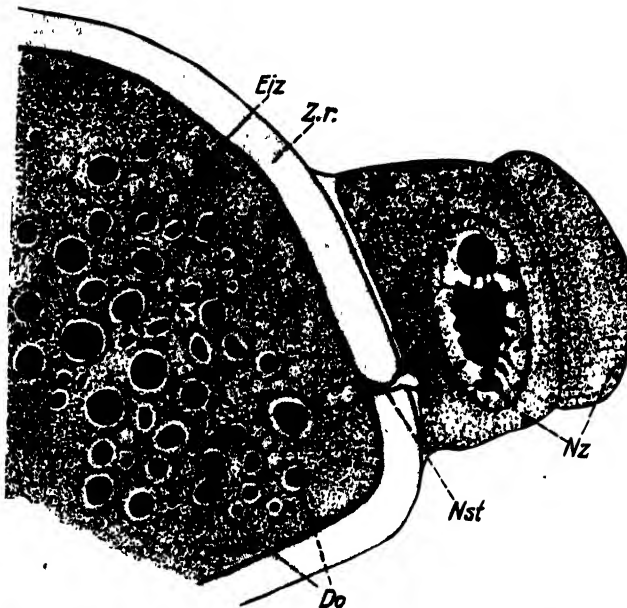


Abb. 18. Älteres Ei und ansitzende Nährzellen mit deutlich sichtbarem Nährstrom. *Do* Dotter, *Eiz* Eizelle, *Nst* Nährstrom, *Nz* Nährzelle, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Komp.-Oc. 8, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1450 \times .

tritt von Nährmaterial in die Eizelle scheint demnach in flüssiger Form zu erfolgen, um erst in der Eizelle zu Dotter geformt zu werden. Zunächst ist der Nährstrom relativ schwach, wie es aus der Kleinheit der Nähröffnung hervorgeht (Abb. 18, *Nst*). Aber anscheinend muß der Bedarf der Eizelle plötzlich derart steigen, daß die ganze Nachbarzelle (Abb. 19, *Nz*), und zuweilen sogar mehrere gleichzeitig, in reihenförmiger Anordnung in das Ei hineingezogen werden (Abb. 20, *Nzk*). Die Eihülle erweist sich dabei als ungeheuer dehnungsfähig. Wenn die Nährzelle in die Eizelle eingedrungen ist, schließt sich die stark erweiterte Öffnung wieder (Abb. 21, *Zr*). So werden allmählich beide Zellstränge völlig von der Eizelle aufgenommen. Daß dieser Vorgang bisher noch nicht

beobachtet worden ist, liegt wohl mit daran, daß die Resorption ungeheuer schnell vor sich gehen muß. In relativ seltenen Fällen fand ich derartig eindeutige Bilder, wie sie Abb. 19 darstellt.

Fast denselben Vorgang, mit gleich schnellem Ablauf bei der Resorption der Nährzellen, beschreibt PAULCKE (1901) bei *Apis*. Hier stehen

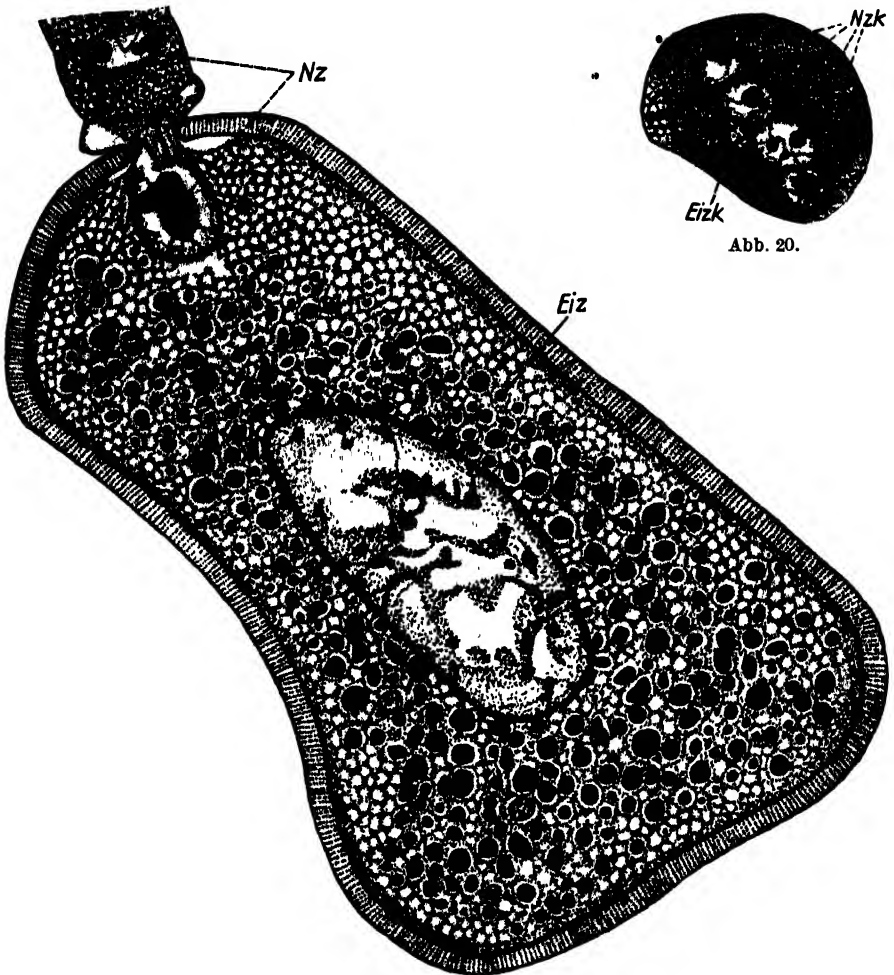


Abb. 19.

Abb. 19. Aufnahme einer ganzen Nährzelle durch das Ei von *Diopatra amboinensis*. Eiz Eizelle, Nz Nährzelle. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 3, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 960 \times .

Abb. 20. Junges Ei mit vier aufgenommenen Nährzellen. Eizk Eizellkern, Nzk Nährzellkern. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 3, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 960 \times .

die Eizellen mit den anliegenden Nährzellen auch zeitweise durch einen Protoplasmafortsatz in innigster Verbindung, wodurch das Einströmen des Nährmaterials ermöglicht wird: Mit der Größenzunahme der Eizelle ist bei *Apis* keine allmähliche Verkleinerung und Verödung der Nähr-

kammer verbunden, sondern diese nimmt fast bis zuletzt an Größe zu. Plötzlich sind die Nährkammern verschwunden. Der ganze Inhalt derselben wird nämlich, kurz bevor die Eier aus den Tuben in den Eileiter treten, plötzlich durch die vom Eifortsatz in der Follikelepithelhülle offen gehaltene Pforte in die Eikammer entleert. Wir finden noch deut-

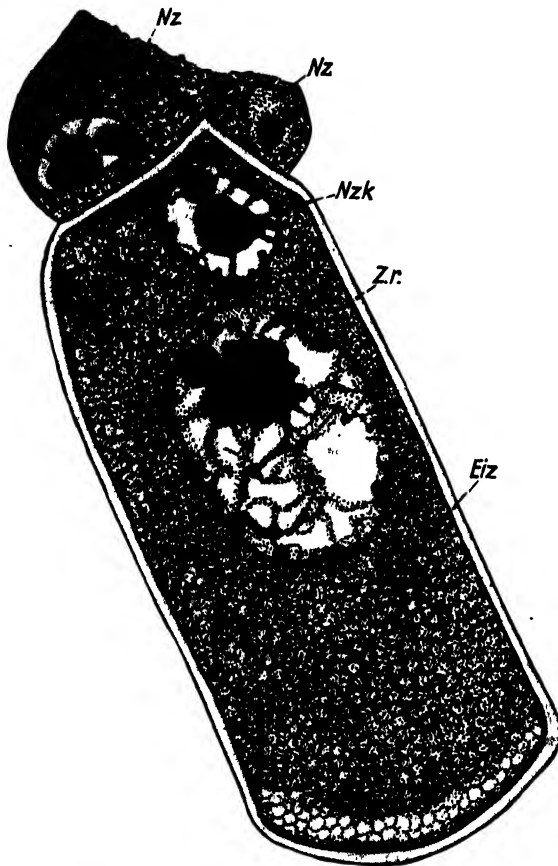


Abb. 21. Junges Ei mit aufgenommenen Nährzellen. Die Durchtrittsstelle in der Zona radiata ist nicht mehr sichtbar. *Eiz* Eizelle, *Nz* Nährzelle, *Nzk* Nährzellkern, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times .

lich erkennbar die geformten Elemente der Nährzellen in der Eizelle. Da diese Nährzellreste bald verschwinden und schließlich das Ei von Dottermaterial erfüllt wird, liegt die Erklärung nahe, daß sämtliche Nährzellreste zu Dottermaterial werden. Mit dem Eindringen der Nährzellen, die schon kurz vorher Degenerationserscheinungen zeigten (Schwinden der Zellkonturen), ist der Fortsatz, den das werdende Ei in die Nährkammer gestreckt hatte, zurückgedrängt worden. Die alte Öffnung wird völlig verschlossen« (PAULCKE).

Mit geringen Abweichungen könnte diese Beschreibung auf die Verhältnisse bei *Diopatra* passen. Die Zellstränge nehmen hier auch bis zuletzt an Größe zu und stehen damit im Gegensatz zu den Nährzellen mancher Polychäten, die nur eine relativ kurze Zeit wachsen, dann aber, bei weiterer Eientwicklung, an Umfang abnehmen. So ist es bei *Onuphis* (BERGMANN 1903), wo die Nährzellen schließlich, wenn das Ei ihrer nicht mehr bedarf, abgestoßen werden. •

Wie gesagt, nehmen die Nährzellen bei *Diopatra* noch lange während des Eiwachstums an Volumen zu. Dabei liefert ihnen die Cölomflüssigkeit wohl die nötigen Nährsubstanzen, welche zuerst zum eigenen Wachstum verbraucht werden und dann von ihnen in assimilierter Form der Eizelle als Nährmaterial zugeführt werden. Morphologisch weisen die Nährzellkerne wenig Unterschiede zu den Eikernen auf. Sie zeigen nicht die Merkmale von typisch secernierenden Zellen, wie es etwa in eklatanter Weise bei *Ophryotrocha* (KORSCHOLT 1894, BRAEM 1894) der Fall ist, oder für die Nährzellen von *Apis* (PAULCKE 1901) angegeben ist. Nach KORSCHOLT sind die Nährzellkerne von *Ophryotrocha* verhältnismäßig groß, chromatinreich und unregelmäßig geformt, PAULCKE schildert die Kerne der Nährzellen während ihrer secernierenden Tätigkeit als stark verzweigt.

Bei den vier *Diopatra*-Arten habe ich während des ganzen Eiwachstums keine nennenswerten strukturellen Differenzen zwischen den Kernen von Ei- und Nährzellen feststellen können. Beide Zellarten haben runde, hell tingierte Kerne. Kompakte Nucleolen sind je in Ein- bis Zweizahl vorhanden, durchlaufen aber bei den Eizellen viele Wandlungen, während sie sich bei den Nährzellen wenig verändern. Das Chromatin ist in den wachsenden Zellkernen feinkörnig verteilt. Das Plasma von Ei- und Nährzellen läßt sich anfangs durch seine Struktur auch nicht unterscheiden, sondern erst bei beginnender Dotterbildung.

Da ich nun, wie ausgeführt, die Bedeutung der Zellstränge als Nährzellen einwandfrei festgestellt habe, aber keine großen morphologischen Differenzen zwischen Ei- und Nährzellkernen beobachten konnte, die auf besonders lebhaftes Aktivität der Nährzellen und Passivität der Eizellen schließen lassen, möchte ich *Diopatra* zu dem von JÖRGENSEN (1913) so benannten Typ des »gemischten Eiwachstums« rechnen, wozu er *Tomopteris* zählt.

JÖRGENSEN, welcher sich eingehend mit dem Problem der Ei- und Nährzellen beschäftigt hat, stellte nämlich die Behauptung auf, daß zu jedem Eiwachstum eine bestimmte Menge Chromatin erforderlich ist, die in Fällen von nutrimentärer Eibildung nicht nur im Eikern, sondern

auch in dem Nähr- und Follikelzellkern vorhanden ist. Demnach ist die Größe des Eikernes abhängig von der Ausbildung der Ernährungsverrichtungen des Eies. Eier mit gut ausgebildeten Nähreinrichtungen besitzen während ihres Wachstums in den meisten Fällen kleine Kerne. Ihre Arbeit ist ihnen ja zum großen Teil von den Nährzellen abgenommen worden. Die Kerne der Nährzellen sind in Fällen, in denen sie intensive Arbeit für die Eizelle leisten, groß und chromatinreich (*Ophryotrocha*, *Apis*, *Pisciola*). Demnach muß bei der Ausbildung der Ei- und Nährzellen eine Differenzierung der ursprünglich einheitlich gebauten jungen Oocyten nach zweierlei Richtung stattgefunden haben: 1. die definitive Eizelle behält ihren kleinen Kern mit seinen Erbinheiten, 2. die Nährzellen bilden zwecks besserer Ernährung der Eizelle enorme Kerne mit riesiger Oberflächenvergrößerung aus. Solche Fälle aber stellen ein Extrem dar. Meist geschieht das Eiwachstum sowohl unter Einfluß des eigenen, stark heranwachsenden Kerns, als auch auf Kosten der Nährzellen. Dann sind die strukturellen Differenzen zwischen Ei- und Nährzellen wenig ausgeprägt, wie es bei den Typen des »gemischten Eiwachstums« der Fall ist.

Ein Unterschied bei der völligen Resorption der Nährzellen besteht zwischen *Apis* und *Diopatra* im zeitlichen Ablauf. Während sie bei *Apis* alle erst im letzten Augenblick in die Eizelle hineingezogen werden, geschieht das bei *Diopatra* über einen größeren Zeitraum verteilt. Bereits sehr junge Oocyten, die vor kurzem erst das Ovar verlassen haben, resorbieren einzelne Geschwisterzellen (Abb. 20, *Nzk*). Die Resorption der Nährzellen geschieht auf jungen Stadien ganz besonders schnell. Je größer die Eizelle aber wird, desto langsamer werden die aufgenommenen Zellen assimiliert. In älteren Eizellen befanden sich häufig mehrere Nährzellen in allen Stadien der Auflösung (Abb. 22, *Nzk*). Die Kerne bleiben zunächst noch völlig intakt (*Nzk*₁). Allmählich quellen sie und ihr Chromatin zeigt körnige Beschaffenheit (*Nzk*₂). Im weiteren Verlauf wird die Membran der Nährzellkerne aufgelöst, und sie fallen einer völligen Resorption anheim. Aus der Tatsache, daß ältere Oocyten, welche in der Dotterbildung bereits weit vorgeschritten sind, häufiger Nährzellreste einschließen als jüngere, folgere ich, daß mit fortschreitendem Alter die Resorptionsgeschwindigkeit der Eizelle verlangsamt wird. Die ältesten Eier enthielten nie mehr Reste von Nährzellen.

Die in die Eizelle eingewanderten Nährzellen dürfen im allgemeinen nicht ohne weiteres als Dotterbildungsmaterial aufgefaßt werden. SCHNEIDER (1914) weist das für den Polychäten *Pionosyllis* nach. Die Eizelle wird hier von einem Follikelepithel aus Geschwisterelementen

umgeben, welche, nachdem das Ei seine Dotterbildung beendet hat, körnig zerfallen. Die Körnchen wandern in das Eiinnere ein und werden bei der Furchung ungleichmäßig auf die einzelnen Blastomeren verteilt, um schließlich im Embryo spurlos zu verschwinden. Eine Beziehung zur Dotterbildung lehnt SCHNEIDER deshalb mit Recht ab, da die Körnchen ja erst nach derselben einwandern. Aber er hält es für möglich, daß sie von irgendwelchem Einfluß auf die Aufarbeitung des vorhandenen riesigen Dottervorrates sind und somit nur mittelbar nutritive Bedeutung — vielleicht fermentativer Art — haben.

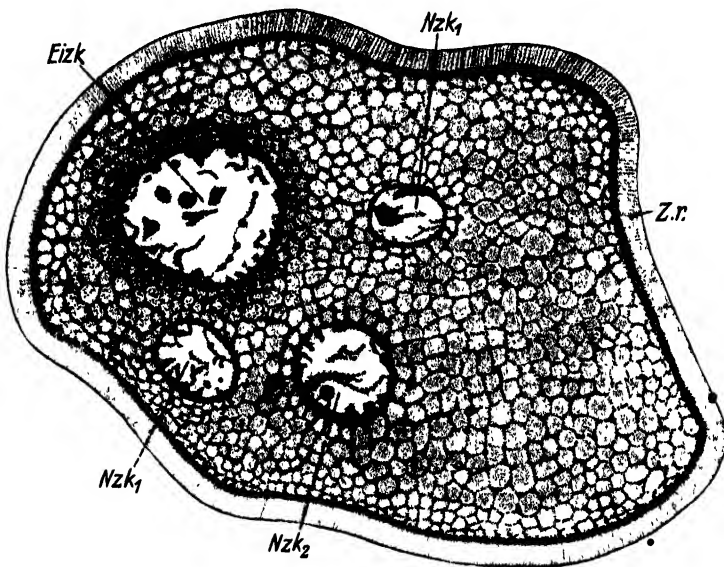


Abb. 22. Ei mit mehreren aufgenommenen Nährzellen, welche sich in verschiedenen Stadien der Auflösung befinden. Eizk Eizellkern, Nzk Nährzellkern, Zr Zona radiata. Susa, Safranin. LEITZ, Oc. 3, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 980 \times . Verkleinert auf $\frac{1}{2}$.

Daß aber bei *Diopatra* die Nährzellen zum Aufbau von Dotter in der Eizelle verbraucht werden, scheint deshalb einwandfrei festzustehen, da die Dotterbildung hier erst beendet wird, wenn die beiden Nährschnüre vom Ei resorbiert sind.

Eine Rolle in der Keimbahn scheinen irgendwelche Nährzellreste im Ei von *Diopatra* nicht zu spielen, obwohl es sonst häufig Beziehungen zwischen Nährzeleinrichtungen und Keimbahn gibt (BUCHNER 1910). In Fällen, in welchen Zellverschmelzungen während der Oogenese vorkommen, ist nämlich oft eine Keimbahn beschrieben, wo solche Verschmelzungen aber fehlten, noch nicht nachgewiesen worden.

Ich fand zwar in ausgebildeten Eiern, denen keine Zellstränge mehr

ansaßen, zuweilen kleine Ansammlungen von feinsten Granula an der Peripherie des Eies. Aber mir liegt der Gedanke näher, daß es sich dabei um Reste von noch nicht völlig resorbierten Nährzellen handelt.

F. Morphogenese der Eizelle.

I. Dotterbildung.

Das Problem der Dotterbildung ist, trotzdem die verschiedensten Tiergruppen daraufhin untersucht worden sind, noch sehr wenig geklärt. Es gilt noch immer das Wort WILSONS (1925): »In spite of numerous researches on the yolk-formation . . . the subject still remains in so confused a state, that all statements in regard to it must be made with considerable reserve. Even in the recent literature we find the origin of the yolk-spherules ascribed to chondriosomes, to GOLGI-bodies, to chromidia, extruded nucleoli or nucleolar fragments, while some observers consider that the yolk arises de novo in the cytoplasmic substance without discoverable relation to other formed elements.«

Wenn auch unsere Unkenntnis auf diesem Gebiet teilweise darauf zurückzuführen ist, daß die Dotterbildung bei den verschiedenen Tiergruppen nicht nach einem Schema abläuft, sondern in großer Variationsbreite, so ist das doch nur eine Nebenursache. Den tieferen Grund dafür formuliert LUBOSCH (1914): »Es ist ein vitaler Vorgang, über den wir noch nicht sehr unterrichtet sind. Man sieht wohl Stoffe in das Ei eintreten, sich dort verteilen, und plötzlich die Dottermassen erscheinen. Das ‚Wie‘ des Bildungsprozesses kennt man nicht.«

Die Fähigkeit, Dotter zu bilden, ist nicht auf die Eizelle allein beschränkt, sondern liegt auch in vielen Nährzellen, zumindest in solchen, die abortive Eizellen darstellen. Meist aber gelangt sie in den Nährzellen nicht zur Realisation.

In verschiedenen herangewachsenen Nährzellen der vier *Diopatra*-Arten fand ich vereinzelte Dotterkugeln im Plasma verteilt. Allem Anschein nach werden sie aber wieder resorbiert, und die Dotterbildung bleibt in ihren ersten Anfängen stecken.

Im allgemeinen aber gehört es zu den besonderen Fähigkeiten der Eizelle, Reservematerial in mehr oder weniger großen Mengen zu bilden und zu speichern. Das dazu notwendige Substrat wird ihr dabei von außen zugeführt, bei Polychäten teilweise aus der Leibeshöhlenflüssigkeit oder aus den ihr beigeordneten Nährzellen.

Wie wir bereits oben gesehen haben, sind die Zellen aus den Schnüren von *Diopatra* zur Bedeutung von Nährzellen herabgesunken. Diese liefern das Material, welches von der Eizelle zum Wachstum und zur

Dotterbildung verbraucht wird. Der Übertritt der Nährsubstanz erfolgt, wie es meist in ähnlichen Fällen beschrieben ist, in flüssiger Form durch die bereits geschilderten Öffnungen in der Zona radiata, in ganz vereinzelt Fällen traten geformte Dotterkugeln über.

WEYER (1928) beobachtete bei Arbeiterinnen von *Formica rufa* auf dem Verbindungszapfen zwischen Ei- und Nährfach eine kontinuierliche Straße von kleinen Fetttropfen, läßt aber dabei die Frage offen, ob hier tatsächlich ein direkter Übertritt von vorgebildeten Fetttropfen aus dem Nährfach in das Ei stattfindet.

Nach PAULCKE (1901) gelangt aus den Nährzellen von *Apis* eine feinkörnige Nährsubstanz in die Eizelle, wo sie weitere Umwandlungen erfährt.

Die von außen in die Eizelle gelangten Substanzen werden im Ooplasma umgebaut. Dabei ist man sich im klaren, daß der Kern eine wesentliche aktive Rolle bei der Dotterbildung spielt. In seltenen Fällen ist seine Beteiligung allerdings auch morphologisch derart deutlich zu erkennen, wie bei den Eiern von *Dytiscus marginalis* (KORSCHOLT 1902), wo das Keimbläschen den Nährzellen amöboide Fortsätze entgegenstreckt, oder bei *Apis* (PAULCKE 1901), wo der Eikern bei beginnender Nahrungsübermittlung der Nährkammer entgegenrückt und schließlich in die Nähe der Nähröffnung tritt.

Der Kern von Eizellen der *Diopatra*-Arten zeigt während der Dotterbildung keinerlei Veränderungen in seiner Form. Doch erkennt man indirekt seine Rolle bei der Dotterbildung, indem die ersten Dotterkugeln (Eiweißdotter, albuminöser Dotter) in seiner Nähe, peripher um ihn gelagert, entstehen. Dabei treten sie in besonders großer Menge an der den Nährzellen zugewandten Seite auf, was leicht zu erklären ist, da die eintretende Nährsubstanz ihnen ja das Substrat liefert. Allmählich breitet sich der Dotter — im wesentlichen konzentrisch zum Kern — über die ganze Eizelle aus, wobei nur eine schmale, um das Ei ziehende Randzone oder corticale Schicht frei von Eiweißdotter bleibt. Dabei muß ich auf besondere Gebilde in den Rieseneiern von *Diopatra nova species* hinweisen (Abb. 23). Während der Dotterbildung liegen sie zahlreich im ganzen Ei verteilt. Nach ihrer kernartigen Struktur zu schließen, die aber, wie aus Abb. 23 ersichtlich, nicht einheitlich ist, kann es sich dabei nur um Dotterkerne handeln. Die jüngsten Stadien (Abb. 23a) erscheinen als helle Bläschen mit dunkel gefärbten Kugeln darin. Ob diese Kugeln bereits Dotter repräsentieren, war nicht mit Sicherheit zu sagen. Dagegen enthalten die älteren, schalenförmigen Dotterkerne in ihrem Innern einwandfreien Eiweißdotter (Abb. 23b).

Die Herkunft dieser Dotterkerne war nicht festzustellen, doch schließe ich aus ihrer frühesten Lage in der Nähe des Eizellkerns, daß sie diesem ihren Ursprung verdanken. Bei den Rieseneiern von *Diopatra nova species* würde der normale Wirkungsbezirk des Kernes nicht ausreichen, um die großen, erforderlichen Dottermengen zu aktivieren. Daher werden viele kleinere Dotterbildungscentren in den geschilderten Dotterkernen geschaffen.

Der Fettdotter, welcher gleichzeitig mit dem Eiweißdotter im Ei gebildet wird, entsteht unter der Eioberfläche und findet sich besonders konzentriert in der Nähe des oberen Eipols, wo Eiweißdotter nur in geringen Mengen vorhanden ist.

Neuerdings berichtet SPEK (1930), daß beim *Nereis*-Ei amöboide, mit Eiweißtropfen beladene Zellen in dasselbe eindringen und den Eiweißdotter daraus entstehen lassen.

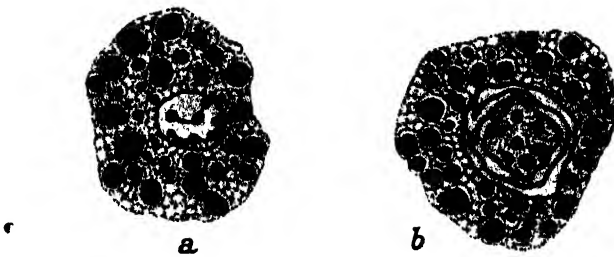


Abb. 23. Dotterkerne aus den Oocyten von *Diopatra nova species*. a) jüngeres, b) älteres Stadium. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times .

Dagegen führen BHANDARI und NATH (1929) die Bildung des Eiweißdotters von *Dysdercus cingulatus* auf Nucleolarsubstanzen zurück, die aus dem Oocytenkern ins Plasma treten. »We do not have the slightest hesitation in asserting that the albuminous yolk is nothing but a nucleolar extrusion which has grown in size at the expense of the food material which is flowing from the nurse cells.«

Für die Entstehung des Fettdotters machen sie dagegen den GOLGI-Apparat verantwortlich, da »even in the earliest oögonia the GOLGI-vesicles contain fat inside their interior. In the course of oögenesis many vesicles grow in size and store up within their interior more and more of fat.«

Als erste Vorstufe der Eiweißdotterbildung bei den *Diopatra*-Arten ist das Auftreten von Vacuolen im Ooplasma zu deuten. Diese Erscheinung hat allgemeine Verbreitung.

HIBBARD (1928) fand diese Vacuolen im Ei von *Discoglossus pictus* als Anhäufungen von wasserhaltigen Substanzen im Cytoplasma und gibt an, daß sie während des Dotteraufbaues dehydriert werden.

Solche Vacuolen treten auch vor der eigentlichen Dotterbildung im Ei von *Diopatra* auf. Dabei habe ich häufig die noch zu besprechenden Plastosomen in ihrer nächsten Nähe, oft ihnen randlich angelagert, vorgefunden. Dieses Vorkommen weist auf die Möglichkeit hin, daß die Plastosomen am Dotteraufbau beteiligt sind.

Als weitere Stufe in der Dotterbildung fasse ich diejenigen Vacuolen auf, welche in ihren Wandungen breite, dunkel tingierte Verdickungen zeigen (Abb. 24, *Wvd*). In anderen Fällen wieder lagen im Centrum der Vacuolen intensiv gefärbte Granula, welche im weiteren Verlauf wuchsen und schließlich die Vacuolen fast ausfüllten. Häufig hatte es auch den Anschein, als ob mehrere kleinere Dotterkugeln miteinander verschmol-

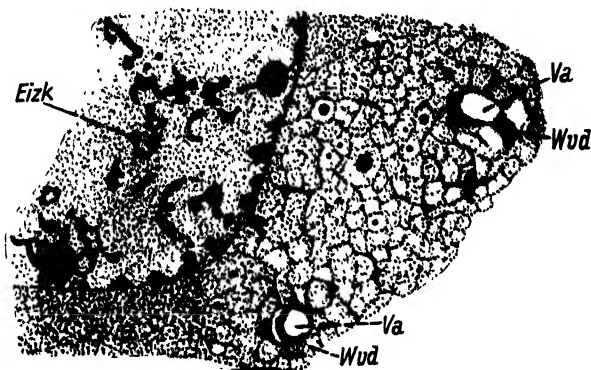


Abb. 24. Beginn der Dotterbildung. Auftreten von Vacuolen mit Wandverdickungen. *Eizk* Eizellkern, *Va* Vacuole, *Wvd* Wandverdickung. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Komp.-Ocular 12, Immersion $1/12$. Vergr. 2200 \times .

zen. Als umgekehrten Vorgang, d. h. als Abschmelzen kleinerer Dotterkugeln von einer großen, möchte ich diese Befunde nicht auslegen, da die großen Dotterkugeln den definitiven Zustand darstellen.

Der umgekehrte Prozeß wird von MASER (1912) für *Balanoglossus* angegeben. Hier werden bei fortschreitender Dotterbildung die Kugeln immer kleiner.

Über die chemische Zusammensetzung des Eiweiß- sowie des Fettdotters herrscht noch große Unklarheit. Man weiß nur, daß die Dottersubstanzen Lipide und Proteide enthalten. Morphologisch stellen die Dotterkugeln auch nicht immer Einheitliches dar.

Ich fand in den Eiern von *Diopatra* neben völlig kompakten Dotterkugeln solche, die stark lichtbrechend waren und eine deutliche Strukturierung zeigten, als wären sie mosaikartig zusammengesetzt.

II. Plastosomen.

Seit die Brüder ZOJA die Plastosomen entdeckten, sind sie von den verschiedensten Autoren bei fast allen tierischen und vielen pflanzlichen Zellarten gefunden worden. Sie treten als »spezifische Bestandteile der Zelle« (MEWES 1904, 1914), bald in Form von Körnern, bald in Form von Fäden auf. Unsere exakten Kenntnisse von ihnen sind aber nur sehr gering. Den Stand unseres gegenwärtigen Wissens von den Plastosomen formuliert BELÁR (1928): »Die weite Verbreitung dieser Gebilde legt es nahe, ihnen besondere Bedeutung beizulegen. Worin sie aber besteht, darüber herrscht noch keine Einigkeit. Viele nehmen an, daß die Mitochondrien an der Bildung ergastischer Differenzierungen beteiligt sind, daß z. B. Fett, Stärke, Pigment in ihnen oder unter ihrem unmittelbaren Einfluß entsteht. Dafür spricht eine Reihe von gesicherten Tatsachen.«

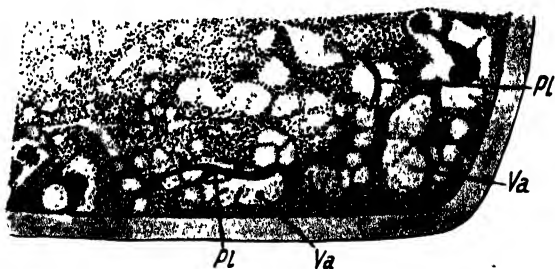


Abb. 25. Vacuolen mit angelagerten Plastosomen. Pl Plastosomen, Va Vacuole. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin, LEITZ, Komp.-Ocular 12, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 2200 \times .

Ohne hypothetische Vermutungen über die Plastosomen aufstellen zu wollen, kann ich ihr Vorkommen in den Eizellen von *Diopatra* doch als gesichert hinstellen. Da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand, bin ich leider in meinen Beobachtungen auf fixiertes beschränkt.

In Oogonien waren nie Plastosomen zu finden. Sie treten stets erst bei jüngeren Oocyten auf, welche mit dem Wachstum beginnen. Von diesem Zeitpunkt an sind sie in der Eizelle bis zum Abschluß der Dotterbildung nachzuweisen. Als unregelmäßige, lange und dünne oder kurze und gedrungene Fäden lagen sie regellos im Ooplasma zerstreut. Dabei war es auffallend, daß sie meist am Rande einer hellen Zone lagen, die ich als Vacuole ansprechen möchte (Abb. 25, 30, Pl). Da als Vorstufe der Dotterbildung Vacuolen auftreten, ist es möglich, daß die Plastosomen eine Rolle bei der Bereitung dieser Reservesubstanz spielen, zumal sie bei vollendeter Dotterbildung in dieser Form nicht mehr nachweisbar sind.

Verschiedene Autoren treten für die Beteiligung der Plastosomen am Dotteraufbau ein, indem sie teils eine direkte Umwandlung in Dottersubstanz annehmen, oder ihnen eine indirekte Rolle dabei zuschreiben. HIRSCHLER (1917) ist bei den weiblichen Geschlechtszellen der Ascidien der Ansicht, daß der Dotter direkt aus Mitochondrien entsteht, indem an verschiedenen Stellen des Plasmas die Mitochondrien zu etwas ansehnlicheren Kugeln heranwachsen. Allerdings nimmt HIRSCHLER noch eine Beteiligung des GOLGI-Apparates und von Plasmasubstanzen an der Dotterbildung an.

HIBBARD (1928) dagegen lehnt eine Umwandlung von Plastosomen in Dotter bei dem Ei von *Discoglossus pictus* ab, läßt nur die Möglichkeit offen, daß sie an seiner Synthese beteiligt sind, insofern als sie ein Faktor »of the interacting cytoplasmic system« sind. Auch die Bildung des Fettes ist nach seiner Meinung in keinen Zusammenhang mit den Plastosomen zu bringen.

FAURÉ-FREMIET (1924/1925), welcher bei der Oocyte erster Ordnung von *Sabellaria* durchweg granuliert Mitochondrien fand, bemerkt, daß sie durch keinen unmittelbaren und augenscheinlichen Prozeß an der Deutoplasmabildung beteiligt sind, und BHANDARI und NATH (1929) behaupten, daß »the mitochondria are the most inactive and insignificant inclusions of the egg (of *Dysdercus*)«.

Über den Ursprung der Plastosomen kann ich nichts Genaues aussagen. Sie treten bald in Kernnähe, bald an der Peripherie der jungen Oocyte auf. Stets sind sie lange Fäden, deren körnige Konsistenz mehr oder weniger deutlich ist. Bei fortgeschrittenem Eiwachstum liegen sie vereinzelt zwischen den Deutoplasmakugeln, um schließlich bei vollendeter Dotterbildung nicht mehr vorhanden zu sein.

Nach neuen Untersuchungen von HEBERER (1930) am Ei von *Eucalanus elongatus* DANA ist für diesen Copepoden der Ursprung der Plastosomen aus dem Kern erbracht. Er stellte nämlich einen unzweifelhaften Austritt von Nucleolen aus dem Kern in das Plasma der Oogonien und Oocyten fest, indem die Kernmembran dabei intakt bleibt. Die ausgetretenen, benachbarten Nucleolen konfluieren zu Dotterkernen, wobei sich in ihnen eine Grundsubstanz und eine diese durchsetzende Granulamasse herausdifferenziert. »Diese Granula repräsentieren das Chondriom, das als Teil oder Derivat des Dotterkerns in letzter Linie aus dem Kern stammt, und zwar vom Nucleolenapparat desselben. . . . Die in den nun folgenden Stadien eintretenden Veränderungen des Dotterkerns lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: 1. Es beginnt ein mehr und mehr zunehmendes Abwandern von

Plastosomen vom Dotterkern in das Eiplasma. 2. Gleichzeitig findet ein Ersatz der Plastosomen durch Zuwanderung aus dem Kern statt . . . Mit Beginn der Verteilung der Plastosomen setzt auch die Dotterbildung ein, die proportional der Auflösung des Dotterkerns und seiner Bestandteile fortschreitet. Erwachsene Eier mit voll ausgebildetem Deutoplasmabestand zeigen weder vom Dotterkern noch von den Plastosomen eine Spur. Diese Strukturen dürften im Zusammenhang mit der Dotterbildung ihre Existenz eingebüßt haben.«

Also auch hier spricht der Anschein für eine Beteiligung der Plastosomen an der Dotterbildung, wie ich es auch bei dem Ei von *Diopatra* für wahrscheinlich halte.

III. Nucleolen.

Wie im vorigen Abschnitt bereits angedeutet wurde, bestehen zwischen Kern und Zellplasma enge Wechselbeziehungen, die sich bei der Dotterbildung von *Diopatra* darin ausdrückten, daß die ersten Eiweißkugeln in Kernnähe entstanden und sich konzentrisch von hier über das ganze Ei ausbreiteten.

Theoretisch ist ein Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma allgemein angenommen, aber exakt ist er nur in wenigen Fällen erwiesen. LUBOSCH (1902) ist der Auffassung, daß Abspaltungsprodukte der Nucleinsäure in gelöstem Zustand aus dem Kern ins Plasma treten, um zur Dotterbildung verwendet zu werden.

Ein Austritt von geformten Bestandteilen aus dem Kern in Form von Nucleolen oder Chromatin ist selten erwiesen, wenn auch öfters wahrscheinlich gemacht worden.

HARMS (1921) beobachtete, daß in Eiern aus dem BIDDERSchen Organ von Kröten Nucleolarsubstanz aus dem Kern ins Eiplasma übertrat. Ebenso erwies er (1921) eine Abgabe von Nucleolen ins Plasma für die Interrenalzellen von *Bombinator*, *Triton alpestris*, *Triton cristatus*, Katze und Zwergfledermaus.

Einwandfrei sind auch die Beobachtungen EGGERTS (1929) über den Austritt von Nucleolarsubstanz ins Plasma beim Ei von *Salarias*. Hier sendet der Kern pseudopodienartige Vorwölbungen aus, in denen meist ein größerer Nucleolus liegt. Ein Teil dieser Vorwölbungen schnürt sich ab und wandert weiter ins Plasma. Hier wird dann zuerst die Kernmembran aufgelöst, so daß der Nucleolus nur noch von einer hellen Plasmazone, die nicht mehr scharf abgrenzbar ist, umgeben wird. Allmählich wird die Plasmazone samt den Nucleolen vom Eiplasma aufgenommen.

Erwiesen scheint auch der Nucleolenaustritt bei *Tegenaria* (KOCH 1928), wo in den Oocyten ein ganz allmähliches Durchschmelzen eines Nucleolus durch die Kernmembran beobachtet wurde.

Den gleichen Vorgang beschreibt HEBERER (1930) in den Oogonien und Oocyten von *Eucalanus*.

In den wachsenden Oocyten bei *Diopatra* machen die Nucleolen verschiedene Veränderungen durch. Zunächst liegen in den Ei- sowie Nährenzellen zwei kompakte, abgerundete Nucleolen. Während des Eiwachstums lösen sich von ihnen kleine Brocken ab, welche schließlich nach der Kernmembran wandern und ihr von innen eng anliegen. Ähnliche Gebilde sind der Kernmembran auch von außen dicht angelagert, so daß die Annahme eines Nucleolenaustritts naheliegt. In welcher Form aber eine eventuelle Substanzabgabe erfolgt, ließ sich nicht feststellen. Die Kernmembran war jedenfalls stets intakt.

Entsprechende Bilder bringen BHANDARI und NATH (1929) bei der wachsenden Eizelle von *Dysdercus*. Ohne jedoch anzugeben, wie ein Austritt von Nucleolarsubstanz erfolgt, behaupten sie ihn mit Sicherheit.

So annehmbar auch die Gedankengänge GOLDSCHMIDTS (1904/1905) von der Doppelkernigkeit der Zelle (Idio- und Trophochromatin) sind, was eine Substanzabgabe des Kerns an das Plasma im Gefolge hat, so sind unsere Kenntnisse über die Art der Substanzabgabe doch noch sehr gering. Auf Grund meiner Beobachtungen am Ei von *Diopatra* kann ich nur sagen, daß eine Substanzabgabe in Form von Nucleolen sehr wahrscheinlich ist.

IV. Die Zona radiata.

Die von LUDWIG getroffene Unterscheidung der Eihüllen nach ihrer Genese in primäre, sekundäre und tertiäre läßt sich theoretisch leicht durchführen. Praktisch aber bieten sich recht erhebliche Schwierigkeiten. Es ist bisher nur in wenigen Fällen gelungen, den einwandfreien Beweis zu erbringen, ob eine Eihülle als primär oder sekundär zu bezeichnen ist.

Die Beschaffenheit der Eihülle bietet kein Kriterium für ihre Unterscheidung. Die Dotterhaut kann sehr zart und durchsichtig, aber auch von beträchtlicher Stärke sein. Meist ist sie strukturlos, selten ist sie geschichtet oder von Poren in radiärer Richtung durchsetzt, wie die sogenannte Zona radiata. Aber gerade bei der Zona radiata ist die Zugehörigkeit zum primären Typ in vielen Fällen gar nicht sicher, wie denn überhaupt mit diesem Namen verschiedenartige Bildungen be-

zeichnet werden. Zur Klärung des Begriffs der *Zona radiata* lasse ich eine Zusammenstellung der so benannten Bildungen folgen:

Zona radiata wird genannt:

Dauernde Bildung, echte Eimembran, die sich scharf vom Ooplasma abhebt u. charakteristische Anordnung der Porenkanäle zeigt (BERGMANN u. a.).	Embryonalhülle von <i>Taenia</i> .	Provisorische Eihülle am Selachier-ei (BALFOUR und GIACOMINE).	Keine eigentliche Membran, sondern eine corticale, fein granuliert Schicht des Eies selber (WILSON, LILLIE).
---	------------------------------------	--	--

Als echte *Zona radiata* möchte ich, ohne Rücksicht auf ihre Genese, die vielfach noch ungeklärt ist, nur die erste Gruppe bezeichnen.

Bei den untersuchten *Diopatra*-Arten handelt es sich nach meinen Befunden, wie es bereits nach den Angaben von ANDREWS (1891) für *Diopatra cuprea* zu vermuten war, um eine echte *Zona radiata*, die vom Ei selbst abgeschieden wird. Beim ausgebildeten Ei von *Diopatra amboinensis* und *Diopatra neapolitana* erreicht sie eine erhebliche Stärke, während sie bei *Diopatra nova species* relativ schmal bleibt. In ihrer ganzen Breite ist sie von feinen Radiärkanälchen durchzogen, die in der Aufsicht dasselbe Bild bieten, wie es BECHER (1928) für die Hülle von Forelleneiern darstellt.

Die Kanälchennatur der *Zona radiata* wies der genannte Autor einwandfrei mit Hilfe von Luftfüllung und Methylenblaufärbung nach. Die Farbe füllte nämlich die Lumina, die Zwischensubstanz aber wurde nur ganz schwach tingiert.

Bereits auf sehr frühen Eistadien, wahrscheinlich schon im Ovar, beginnt die Bildung der *Zona radiata* von *Diopatra*. Anfangs ist sie ein sehr dünnes, schwer wahrnehmbares, völlig homogenes Häutchen, welches das Ei an allen Stellen gleichmäßig umgibt. Auch dort, wo die Nährschnüre ansitzen, ist sie von vornherein ausgebildet. Allmählich, mit weiterem Eiwachstum, nimmt sie an Stärke zu. Man bemerkt dabei eine gleichmäßige, konzentrische Schichtung. Später verschwindet diese Struktur, und dafür tritt eine radiäre Streifung auf. Während die *Zona radiata* bei ihrer Entstehung lückenlos angelegt wird, bilden sich nachträglich an den Stellen, wo die beiden Nährstränge ansitzen, zeitweise Öffnungen heraus, die den Nahrungsdurchtritt von den Nährzellen in die Eizelle ermöglichen, wie es bereits weiter oben ausgeführt wurde. Wie diese Öffnungen entstehen, ob als Auslösung von der Ei- oder Nährzelle aus, ließ sich nicht einwandfrei feststellen.

Wir haben es bei *Diopatra* einwandfrei mit einer echten Dotterhaut zu tun, denn nie sah ich ein Follikelepithel um die Eizelle gelagert. Derartige Fälle kommen bei Polychäten nur selten vor, wie bei *Pionosyllis pulligera* (SCHNEIDER 1914), wo das Ei von einem Follikelepithel aus Geschwisterzellen umgeben wird.

Das Hauptwachstum der Eihülle von *Diopatra* fällt in eine Zeit, wo das Ei das Ovar verlassen hat und mit seinen Nährzellen frei in der Leibeshöhle flottiert, so daß keinerlei Elemente des Keimlagers an der Hüllenbildung beteiligt sein können.

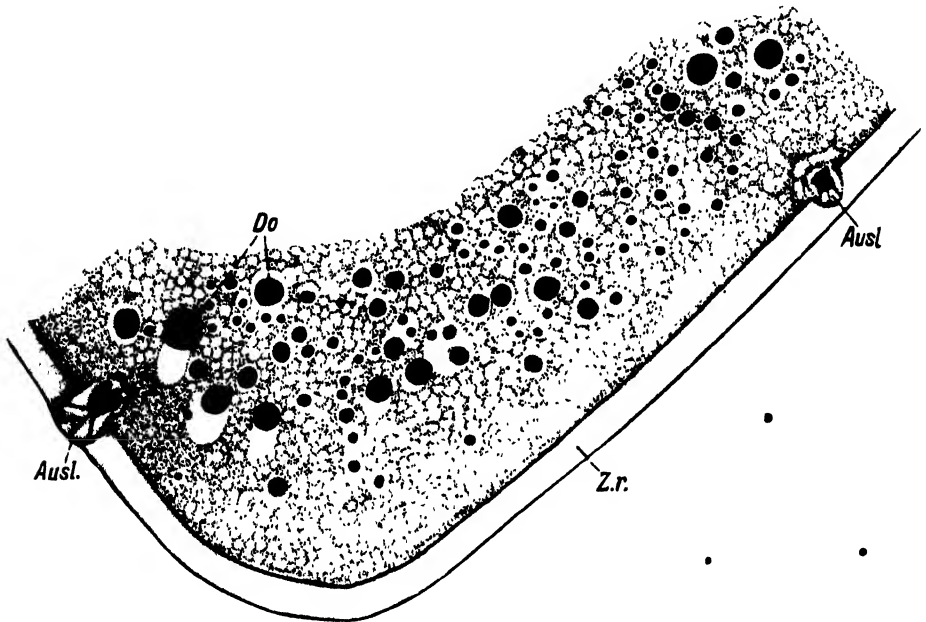


Abb. 26. Auslösungserscheinungen in der ausgebildeten Zona radiata. *Ausl.* Auslösung, *Do* Dotter, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times .

Die Dotterhaut ist stets scharf gegen das Eiinnere abgesetzt. Ob sie aber durch Umwandlung des peripheren Eiplasmas entsteht oder durch Secretion, ließ sich nicht feststellen. Eine morphologisch sichtbare Beteiligung des Kerns an ihrer Bildung scheint bei dem Ei von *Diopatra* nicht vorzukommen.

BERGMANN (1903) stellte einen Einfluß des Keimbläschens von *Onuphis* auf die Zona radiata morphologisch fest. Er beobachtete nämlich, daß ein dunkler gefärbter Streifen als das ihn umgebende Plasma vom Kern aus zu derjenigen Stelle hinzog, wo die Dotterhaut zuerst gebildet wurde.

Eine auffallende Bildung in der Zona radiata, deren Deutung ich jedoch offen lassen muß, sei in diesem Zusammenhang kurz erwähnt: An vielen älteren Eiern von *Diopatra amboinensis*, die bereits eine wohl ausgebildete, radiär gestreifte Zona radiata besaßen, sah ich an mehreren Stellen deutliche Auslösungen in der Dotterhaut. Dieselben entstehen von der Corticalschicht her. Stets geht solch einer Auslösung eine Ansammlung von feinen Körnchen dicht unter der Zona radiata voraus. Um die dunkel-tingierten Granula, die feinste Fortsätze aussenden, entsteht ein heller Hof, der vacuolenartiges Aussehen hat (Abb. 26, *Ausl*). Dieser Hof wölbt sich immer tiefer in die Dotterhaut hinein, bis er ihre Außenwand erreicht hat. Ob er sie schließlich durchbricht und dadurch eine Öffnung schafft, ließ sich nicht genau feststellen. Die Zahl dieser Auslösungen in der Zona radiata war oft erheblich.

Zur Bildung der Micropyle haben dieselben keine Beziehung. Mit der Entstehung der Zona radiata hängen sie auch nicht zusammen, da die Auslösungen erst spät auftreten, wenn die Eihülle schon fertig ausgebildet ist.

V. Die Micropyle.

Von dem Vorhandensein und der Beschaffenheit von Eihüllen hängt es ab, ob besondere Hilfseinrichtungen nötig werden, die den



Abb. 27. Micropyle in Aufsicht. *Fa* Falten, *Mö* Micropylenöffnung. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{13}$. Vergr. 1350 \times .

Spermatozoen den Weg in das Eiinnere ermöglichen. Auf eigenartige Weise geschieht das bei *Sabellaria* (FAURÉ-FREMIET 1924/1925). Hier legt sich der Kopf des Spermatozoons an beliebiger Stelle der Dotterhaut von außen an und drückt sie leicht ein. Fast sofort erscheint an dieser Stelle der Eioberfläche eine hyaline Plasma-vorwölbung, »cône d'attraction«, die pseudopodienartig dem Spermatozoon entgegenrückt. Letzteres kann nun die Eihülle durchdringen.

Bei *Diopatra amboinensis*, wo, wie wir gesehen haben, eine feste und breite Zona radiata ausgebildet ist, tritt eine Micropyle als prädestinierte Eintrittsstelle für das Spermatozoon in das Ei auf. Ich fand sie, in der Regel in Einzahl, an älteren Eiern, bei denen bereits eine definitive Lagerung des Dotters einge-

treten war. Auffallend ist es dabei, daß die Micropylen meist an bestimmter Stelle des Eies liegen, nämlich auf der Grenze zwischen grobscholligem und feinkörnigem Dotter. Kleinere Schwankungen in der Lage kommen jedoch vor. Selten liegen an einem Ei zwei Micropylen nebeneinander.

In ausgebildetem Zustande erscheint die Micropyle als tiefe Einsenkung in die Zona radiata hinein. Von der Öffnung verlaufen starke Falten nach allen Richtungen (Abb. 27, *Fa*). Im Querschnitt erkennt man, daß unterhalb der Micropyle die Zona radiata und die corticale Schicht mit in die Tiefe verlagert sind (Abb. 28, *Mi*). Die Einsenkung wird meist so stark, daß sie bis in die Nähe des Kernes reicht.

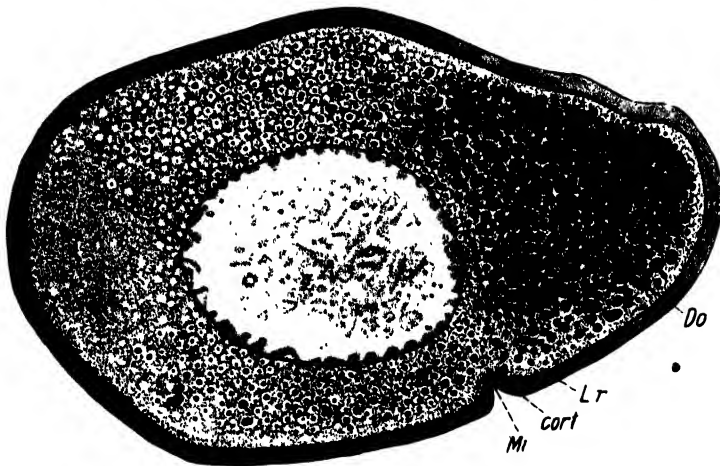


Abb. 28. Älteres Ei mit Micropyle in Seitenansicht. *cort* corticale Schicht, *Do* Dotter, *Mi*, Micropyle, *Zr* Zona radiata. SUSA, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Oc. 1, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. $446\times$. Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

Die Bildung muß sehr rasch erfolgen, wie auch SÖDERSTRÖM aus seinen Beobachtungen an Eiern von *Nereine* schließt. Denn unter 350 Tieren fand er nur ein ♀ mit in Bildung begriffenen Micropylen. Übergangsstadien zwischen Eiern ohne und solchen mit Micropylen fand er nur selten.

Ähnlich war es bei *Diopatra amboinensis*. Hier gab es auch nur wenige Tiere, deren Eier überhaupt Micropylen besaßen, und bei den anderen untersuchten *Diopatra*-Arten ließen sich an den ältesten Eiern aus der Leibeshöhle keine derartigen Bildungen nachweisen. ANDREWS (1891) hat sie anscheinend überhaupt nicht gefunden, da er keine derartigen Angaben macht.

Die Bildung der Micropylen muß bei den untersuchten *Diopatra*-Arten erst sehr spät erfolgen, meist wohl, nachdem die Eier das Mutter-

tier bereits verlassen haben, denn nur in wenigen Fällen waren solche Bildungen vorhanden, und selbst Eier, welche bereits in den Nephridien lagen, zeigten keine derartigen Öffnungen.

Für die Bildung der Micropylen sind bei *Diopatra* äußere Faktoren vollkommen auszuschließen. Ein Follikelepithel um das Ei fehlt, wie bereits weiter oben betont wurde. Die Öffnung ist also keinesfalls als Aussparung in der Zona radiata, hervorgerufen durch eine Epithelzelle, aufzufassen, wie es bei *Sagitta* (BUCHNER 1910) der Fall ist. Hier ist eine Follikelepithelzelle aus ihrem Verbande in die Eizelle vorgerückt. Bei Bildung der Eihülle bleibt lediglich diejenige Stelle frei, welche diese »Netzzelle« einnimmt. Die Öffnung ist die Micropyle.

Während die Micropyle von *Sternopsis* (VEJDOWSKY 1880) gleichzeitig mit der Abscheidung der Eihülle entsteht, indem eine ernährende Gefäßschlinge in jedes Ei eindringt und an dieser Stelle die Kontinuität der Eihülle verhindert, wird die Micropyle im Ei von *Diopatra amboinensis* erst angelegt, wenn die Zona radiata gleichmäßig ausgebildet ist. Da die Eizelle von *Diopatra* bereits sehr früh in der Leibeshöhle frei flottiert, käme nur noch die Vermutung in Betracht, daß die Micropyle durch die Nährzellen gebildet wird, wenn man den letzten möglichen äußeren Faktor dafür verantwortlich machen will. Aber auch diese Annahme läßt sich einwandfrei ausschließen, denn die Öffnung entsteht erst lange' nachdem die Zellstränge resorbiert sind und dazu an einer ganz anderen Stelle.

Es können also bei *Diopatra* nur im Ei selbst wirkende Faktoren für die Bildung der Micropyle verantwortlich gemacht werden. Aus den starken Faltenbildungen um die Öffnung herum schließe ich auf einen starken Zug, der sich an einer Stelle vom Innern des Eies aus in einseitiger Richtung auf die Zona radiata erstreckt. Wie dieser Zug zustande kommt, ist nicht erkennbar. Eine strukturell sichtbare Beteiligung des Kerns, wie sie SÖDERSTRÖM (1926) bei einigen Spioniden beobachtete, konnte ich bei *Diopatra amboinensis* nicht erkennen.

Nach SÖDERSTRÖM entstehen die Micropylen bei den *Nerininae* und *Dissominae* als Blasen unter der Eihülle und setzen sich in einen feinen Kanal fort, der letztere durchzieht. Bei den *Laonicinae* beschreibt SÖDERSTRÖM die Micropyle als Ausnehmung in der »Schale«, deren Boden gegen den Eiinhalt eine begrenzende Membran besitzt. Dabei vermutet der Autor eine aktive Beteiligung des Kerns an diesen Bildungen, da er Eier mit stark gelappten Kernen fand. Von einigen Lappen ging etwas wie feine Pseudopodien zu den Micropylen hin. Die Lappen des Kerns wechselten deutlich ihre Form, neue entstanden,

während andere rückgebildet wurden. Außer den zu den Micropylenblasen gehenden, konnte er andere Stränge nicht beobachten und vermutet, daß die feinen Stränge Ausläufer des Kerns nach präexistierenden Bahnen sind.

VI. Morphologie des ausgebildeten Eies.

Bekanntlich zeigt die Wachstumsperiode die physiologisch intensivste Tätigkeit der Oocyte. Morphologisch erkennbar äußert sich diese Tätigkeit in der Größenzunahme der Eizelle, in Ausbildung und Umlagerung der Deutoplasmasubstanzen, in Sonderung von Idio- und Trophochromatin des Kernes. Da die Wachstumsperiode als kontinuierliche Folge verschiedener Zustandsphasen aufzufassen ist, läßt sich die Morphologie des Eies auf diesem Stadium kaum einheitlich betrachten. Anders dagegen verhält es sich bei dem ausgebildeten Ei. Hier kann man in gewisser Weise von einem Zustand sprechen, da das Wachstum und die Dotterbildung als abgeschlossen angesehen werden können. Die definitive Gruppierung von Deuto- und Protoplasma ist erfolgt, das Ei hat nur noch die Reifeteilungen durchzumachen, bis in der Regel die Befruchtung eintritt.

Die in die Wachstumsperiode eintretende Oocyte von *Diopatra* weist im homogenen Plasma einen central gelegenen Kern auf. In der Folge verändert sich aber sowohl die Beschaffenheit des Plasmas als auch die Lage des Kernes. Wie bereits oben angegeben, wird der Plasmaleib allmählich von Dottersubstanzen erfüllt. Gleichzeitig verläßt der Kern seine ursprüngliche Stellung — ob aktiv oder passiv durch die Deutoplasamassen verschoben, ist dabei nicht zu entscheiden — und nimmt eine periphere Lage in der Eizelle ein. Eine extrem exzentrische Lage hat bei vollendetem Eiwachstum der Kern von *Diopatra nova species* erreicht, bleibt dabei aber doch hinter *Sagitta* (STEVENS 1905) zurück, wo: »The nucleus now moves towards the periphery of the ovum, until it comes into contact with the egg-membrane at a point opposite to the point of attachment of the ovum to the wall of the ovary.«

Betreffs seiner Gestalt zeigt der Kern in der Wachstumsperiode auch Wandlungen. Während er in den anfangs runden Oocyten rund ist, geht er allmählich, in gleichem Maße wie die wachsende Eizelle, zur elliptischen Form über.

Das Chromatin der ausgebildeten Eier ist schwach färbbar im Kern verteilt, eine Konzentrierung zur Chromosomenbildung ist noch nicht zu beobachten, auch zeigt die Kernmembran noch keine Spur von be-

ginnender Auflösung, als Vorbereitung zur ersten Reifeteilung. Somit gehören die Eier von *Diopatra* zu denjenigen Formen, welche wie *Nereis* »remain in the germinal-vesicle stage (with no visible centrosome or aster)« (MEAD 1898), bis sie das Muttertier verlassen.

Das Ooplasma dagegen zeigt strukturell bereits größere Vorbereitungen für die Befruchtung und Weiterentwicklung. Während der Dotter in seiner Bildungsphase fast gleichmäßig in der Oocyte verteilt lag, ist jetzt im ausgebildeten Ei eine ausgesprochene Umgruppierung eingetreten. Die größten Dotterkugeln sind auf denjenigen Eipol verteilt, an welchem vorher die Nährzellen ansaßen, und nehmen zum gegenüberliegenden Pol hin an Größe ab. Nur die Region zwischen Kern und Zona radiata bleibt an letzterem Pol völlig frei von Deutoplasmaeinschlüssen und hat die Struktur des feinkörnigen Bildungsplasmas, ebenso wie die Corticalschicht des Eies. An allen anderen Stellen ist das Protoplasma sehr stark mit Dotterkugeln durchsetzt.

ANDREWS (1891) hat diese Verhältnisse bei *Diopatra cuprea* richtig beobachtet: »The main mass of the ripe ova is filled with large round yolk-bodies, imbedded in a fine granular or reticulated protoplasmic matrix, while the clear area alone is entirely free from yolk and from pigment also.«

V. WISTINGHAUSEN (1891) beschreibt am reifen *Nereis*-Ei ähnliche Verhältnisse: Am oberen, animalen Pol bemerkt man eine nahezu kreisförmige, dellenartig erscheinende Vertiefung, wo sich eine dichtere Ansammlung des Bildungsdotters findet. Hier beginnt sich das Ei nach seinen Beobachtungen zu »zerklüften«.

Obwohl mir befruchtete Eier, speziell solche kurz nach Eindringen des Spermatozoons, nicht vorlagen, glaube ich annehmen zu dürfen, daß von der dotterfreien Zone am Ei von *Diopatra*, entsprechend wie am *Nereis*-Ei, die Furchung ausgehen muß. Ich möchte diesen Teil als »polar-lobe« im Sinne WILSONS (1925) auffassen, der ihn bei gewissen Anneliden und Mollusken beschreibt und ihn mit den Polarringen der Egel und Oligochäten auf gleiche Stufe stellt.

WILSON gibt für die tierischen Eier in der Regel das Vorhandensein einer »cortical layer« an, die nach außen von der Plasmamembran, oft auch von der Dotterhaut, begrenzt wird. Meist ist sie frei von Dotter. Diese Schicht reagiert zuerst auf das Eindringen des Spermatozoons und hat daher eine außerordentliche Bedeutung für die Entwicklungsprozesse. Aus lokalen Verdickungen dieser Schicht entstehen die bereits erwähnten Strukturen, wie die Polarringe oder »polar-lobes«.

Am ausgebildeten Ei von *Diopatra* ist die corticale Schicht auch wohl ausgeprägt, wie aus Abb. 28 (*cort*) hervorgeht. Sie ist eine fein granulierte Zone direkt unter der Zona radiata und bleibt frei von Dotterkugeln, wie es auch SPEK (1930) für die Corticalschicht am *Nereis*-Ei angibt. Ebenso wie bei *Nereis* entsteht sie allmählich während der Oogenese. Es scheint mir, nach dem fixierten Zustand zu urteilen, eine Analogie zwischen der Corticalschicht vom *Nereis*- und *Diopatra*-Ei zu bestehen.

Offenbar ist, wie aus den geschilderten Eistrukturen ersichtlich — der Lage des Kerns in der Nähe des dotterfreien Pols, Ansammlung der Deutoplasmasubstanzen am gegenüberliegenden Pol —, eine polare Orientierung im Ei gegeben. Ich möchte das Ei von *Diopatra* daher zu den telolecithalen Typen rechnen, indem ich den dotterfreien Pol für den animalen, den dotterreichen aber für den vegetativen ansehe.

Eine derartige Polarität ist in vielen Fällen durch die Verteilung des Dotters gegeben. »Es sind dies Fälle, in denen die Polarität schon bei der Ausbildung des Eies erworben wird, und zwar durch die Art und Weise, wie der Dotter im Ooplasma deponiert worden ist, sei es, daß dessen Produktion und Verteilung durch einige, dem wachsenden Ei an bestimmter Stelle anliegende (Nähr-)Zellen stark beeinflußt wird, sei es, daß die Nährsubstanz des Eies ganz unabhängig von der Lieferungsquelle durch seine eigene Tätigkeit in so charakteristischer Weise verteilt wird. Das letztere dürfte als das gewöhnliche Verhalten anzusehen sein« (KORSCHOLT und HEIDER 1902).

Der Zeitpunkt, zu welchem die Polarität des Eies erkennbar manifest wird, ist durchaus nicht einheitlich. Während MEAD für *Amphitrite* angibt, daß »Nothing is known of the orientation of the egg until the first maturation spindle is formed«, sagen KORSCHOLT und HEIDER (1902), daß in manchen Fällen die Polarität der Eizelle bereits durch die Lage im Ovar bestimmt wird. Die Art der Anheftung an die Gonadenwand sei ausschlaggebend für die Orientierung der Pole.

Bei *Diopatra* bildet sich die morphologisch erkennbare Polarität des Eies bereits im Ovar aus. Bei beginnendem Wachstum wölbt sich, wie wir gesehen haben, ein Pol stärker hervor, und im weiteren Wachstumsverlauf rücken die Zellstränge am gegenüberliegenden Pole zusammen. Da, wo die Nährzellen ansaßen, liegt später der dotterreiche, also vegetative Pol, dort, wo die Eizelle sich zuerst herauswölbte, der dotterfreie, »polar-lobe«, also spätere animale Pol.

Über die Ursachen, die zur polaren Orientierung im Ei führen, sind wir völlig im unklaren, ebenso über das Wesen der Polarität selber

(WILSON 1925): »Polarity and bilaterality belongs to the protoplasmic substance as such, irrespective of the formed elements that it may contain.«

VII. Ausleitung der Eier.

In den meisten Fällen müssen die ausgebildeten Polychäteneier auf mehr oder weniger weit vorgeschrittenem Reifestadium — wenn man unter Reife den für die Befruchtung geeigneten Zustand versteht — das Muttertier verlassen, um besamt zu werden und ihre weitere Entwicklung durchzumachen.

Das Freiwerden der ausgebildeten Eier geschieht bei einigen Formen auf Kosten des Muttertieres, welches durch den Druck der die Leibeshöhle erfüllenden Eimassen schließlich gesprengt wird.

Meistens aber überleben die ♀♀ die Eiablage kürzere oder längere Zeit. Die Eier gelangen dann durch besondere Ausführungsgänge ins Freie. Ausleitungseinrichtungen, welche lediglich der Ausführung der Geschlechtsprodukte dienen, sind bei den Tomopteriden in Form von sogenannten sekundären Gonoducten von A. MEYER (1930) beschrieben worden. Diese sind nur auf wenige Segmente, auf das 4. und 5., beschränkt. Häufiger aber kommt es vor, daß bereits vorhandene Ausführungsgänge — die Nephridien — neben ihrer ursprünglichen excretorischen Funktion noch die Ausleitung der Keimprodukte übernommen haben.

Die ausgebildeten Eier von *Diopatra* werden durch die Nephridien ausgeleitet. Ich fand sie einzeln derart darin liegen, daß sie die Breite des Nephridiums mit ihrer Längsachse ausfüllten (Abb. 29, *Eiz* in *N*). Niemals dagegen kamen in den Ausleitungsgängen mehrere Eier und jüngere Entwicklungsstadien von Eiern vor. Daraus schließe ich, daß die Eiablage nicht auf einmal, sondern schubweise erfolgt.

Welche Faktoren aber die Ausleitung der Eier verursachen, ist ungeklärt. Sehr wahrscheinlich spielt die Flimmerbewegung des Nephridialepithels dabei eine wichtige Rolle. So schreibt MEYER 1886/1887 den Nephridien eine aktive Bedeutung bei der Ausleitung der Geschlechtsprodukte von den Terebelloiden zu: »Die langen Cilien der Trichterlinie, die als ‚Wimperflamme‘ in den Kanal hineinschlagen, rufen einen Strudel hervor, der alle in der Nähe befindlichen Gegenstände mit sich fortreißt. Die kurzen Flimmerhärchen an der Unterlippe und bei den hinteren Nephridien auch an der Oberlippe, scheinen dazu zu dienen, die in ihren Wirkungskreis geratenen festen Körperchen längs der Oberfläche des betreffenden Epithels zur Rinne hin zu befördern und sie so dem Strudel der ersteren auszuliefern. Infolge des beständigen

Wimperspieles an der inneren Oberfläche wird der ganze Inhalt der Nephridienkanäle gegen die äußere Mündung hin befördert.«

Diese für die Terebelloiden geltende Erklärung MEYERS scheint mir nur bis zu einem gewissen Grade für *Diopatra* anwendbar zu sein. Denn hier lagen stets nur ausgebildete Eier in den Nephridien, nie aber die gleichfalls frei in der Leibeshöhle flottierenden jüngeren Eistadien,

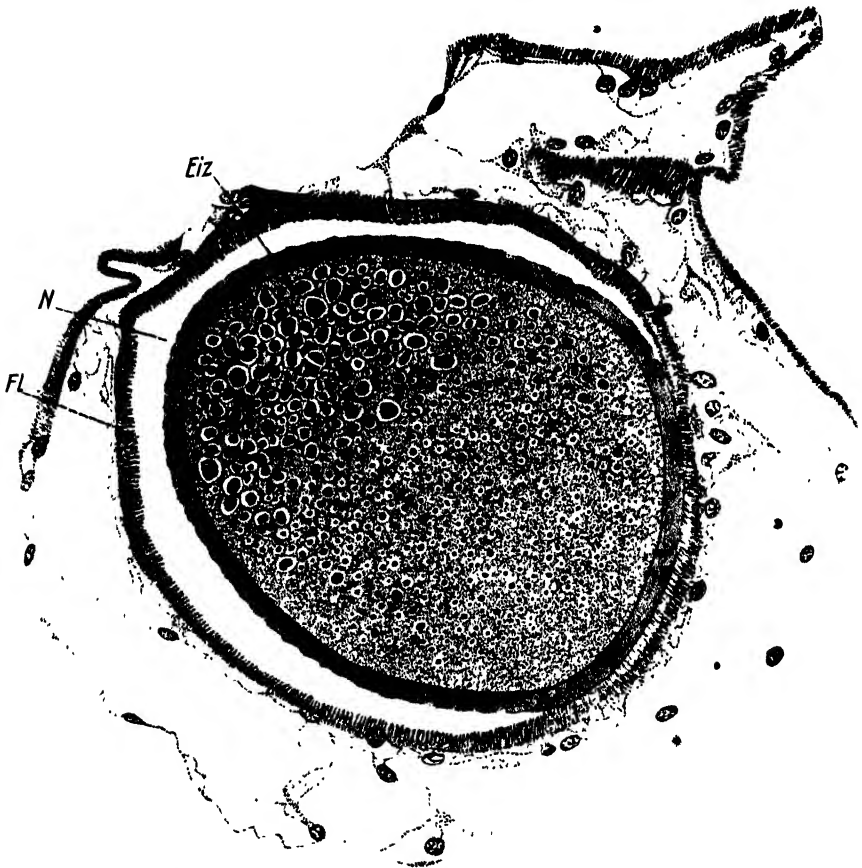


Abb. 29. Ausleitung einer ausgebildeten Eizelle durch das Nephridium. *Eiz* Eizelle, *Fl* Flimmerhärchen, *N* Nephridium. Susa. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 1, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 448. \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

welche nach Angabe von MEYER auch darin gefunden werden müßten. Daraus ziehe ich den Schluß, daß zwischen den ausgebildeten Eiern und den Nephridien noch irgendwelche chemotaktische Beziehungen bestehen.

FAURÉ-FREMIET (1924/1925) nimmt bei *Sabellaria* außer der Flimmerung des Nephridialepithels Muskelkontraktionen als Ursache für die Ausleitung der Eier an: »Les émissions brusques et successives

semblent être le résultat des contractions musculaires (dorsales et ventrales), tendant à réduire le volume de la cavité coelomique.* Häufig, vielleicht normalerweise, zerreißt dabei das Tegument an Stellen, wo seine Muskulatur am geringsten entwickelt ist.

Eine derartige Mithilfe der Muskulatur bei der Eiablage möchte ich für *Diopatra* deswegen nicht annehmen, weil ich nie Tiere mit zerrissenem Tegument fand. Dagegen möchte ich die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß die Muskeln des Nephridiums eine derartige Rolle spielen, wie es PORTS (1913) für die *Syllidae* annimmt.

Das Excretionsepithel der Nephridien kann infolge seiner neuen Funktion, der Ausleitung der Keimzellen, eine Änderung in dem Sinne erleiden, daß seine ursprünglich excretorische Fähigkeit verloren geht. Die Nephridien gewisser Formen von Terebelloiden, z. B. von *Polymnia nestdensis* und *Trichobranchus glacialis* (MEYER 1886/1887) haben eine derartige Rückbildung des Excretionsepithels erfahren und leiten nur noch die Keimprodukte aus. Auch bei den Cirratuliden (MEYER) ist eine Differenzierung der Nephridien in rein excretorische und solche ohne Excretionsepithel erfolgt, je nachdem sie in der geschlechtslosen oder Geschlechtsregion liegen. Meistens aber behält das Nephridium neben seiner neuen Funktion seine ursprüngliche bei, wie es auch bei *Diopatra* der Fall ist.

VIII. Abnorme Furchung.

Wie bereits oben dargelegt, befinden sich die ältesten Eier im Muttertier der untersuchten *Diopatra*-Arten erst im Stadium vor der Richtungskörperbildung. Die eigentlichen Reifungsvorgänge spielen sich wahrscheinlich außerhalb des Tieres ab.

Es ist daher das Vorkommen eines gefurchten Eies in der Leibeshöhle von *Diopatra amboinensis*, wie ich es in einem Falle beobachtete, als abnorm aufzufassen. Neben Eizellen aller Entwicklungsstadien liegt frei in der Leibeshöhle ein Ei von geringerer Größe als die normal ausgebildeten Eier. Die einzelnen Blastomeren (Abb. 30, *Bl*) sind ganz deutlich erkennbar, ihre Kerne (*Fuk*) befinden sich teils im Ruhestadium, teils zeigen sie ausgebildete Chromosomen. Das Centrum des Eies (*Ce*) dagegen ist ungefurcht. Die Zona radiata (*Zr*) ist vollkommen entwickelt, eine Micropyle dagegen nicht zu beobachten. Dotter (*Do*) ist in geringerer Menge als in den normal ausgebildeten Eiern vorhanden. Dagegen sind auffallend dicke Plastosomen (*Pl*) in reichlicher Menge darin sichtbar.

Nach meiner Ansicht handelt es sich in diesem Falle um ein Ei, welches — noch bevor es seine volle Größe und Ausbildung erreicht hatte — einen Entwicklungsimpuls, unbekannt welcher Art, bekam, welcher die Furchung einleitete. Es dürfte nach meinem Dafürhalten eine

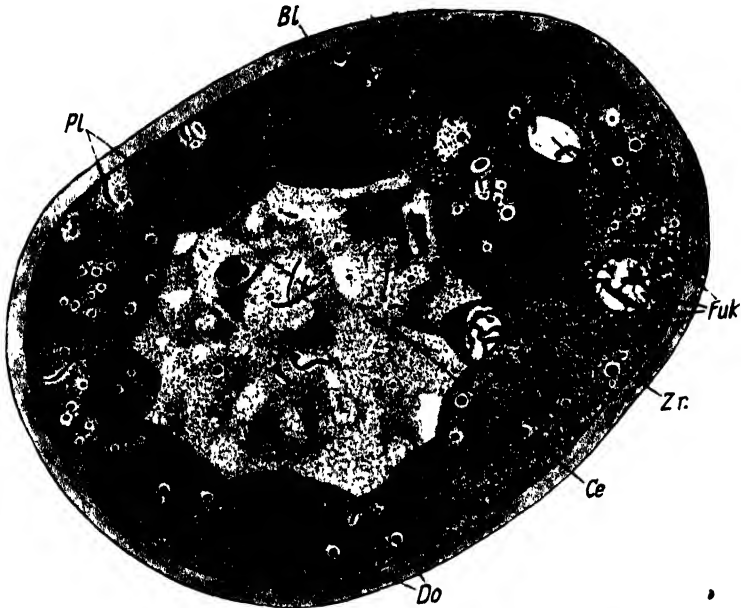


Abb. 30. Abnorm gefurchtes Ei aus der Leibeshöhle von *Diopatra amboinensis*. *Bl* Blastomere, *Ce* Centrum, *Do* Dotter, *Fuk* Furchungskern, *Pl* Plastosomen, *Zr* Zona radiata. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Oc. 4, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 1350 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

parthenogenetische Entwicklung vorliegen, da Spermatozoen, die auf eine Befruchtung schließen lassen könnten, in der Leibeshöhle nicht zu entdecken waren. Anscheinend führt diese abnorme Furchung zu einer Degeneration der Eizelle, da ich auch solche Stadien fand, wo die Eier aus regellos zerfallenen Blastomeren bestanden, in denen von den Kernen keine Spur mehr zu entdecken war.

IX. Regeneration der Gonaden.

Die Frage, ob eine Neubildung der Keimdrüsen bei *Diopatra* in regenerierten Abdominalsegmenten stattfindet, und — wenn das der Fall wäre — aus welchen Elementen die Gonaden gebildet würden, bewog mich, Regenerationsmaterial von einer der *Diopatra cuprea* nahestehenden Art aus Sumatra zu studieren.

Dieselbe Fragestellung findet man bei JANDA für verschiedene Oligochäten. Dabei stellte er (1918) für *Lumbricus* und *Allolobophora* fest, daß nach Entfernung der Geschlechtssegmente überhaupt keine

Regeneration der Gonaden stattfindet. Bei *Rhynchelmis* konstatierte er (1924) eine Neubildung des gesamten Geschlechtsapparates, und auch die Gonaden von *Criodrilus* regenerierten stets, wobei die Gesamtzahl der Geschlechtsdrüsen größer als im normalen Körper war (JANDA 1926).

Die theoretischen Konsequenzen, die JANDA aus seinen Befunden zieht, die aber mehr oder weniger den Charakter von Vermutungen haben, sind etwa folgende: Bei *Rhynchelmis* sei es möglich, daß die neuen Geschlechtszellen 1. aus jenen Elementen ihren Ursprung nehmen, welche durch bloße Metaplasie gewisser übriggebliebener Somazellen entstehen, oder daß sich die regenerierten Geschlechtszellen 2. aus indifferenten, latenten wenig differenzierten Reservezellen bilden, welche im alten Körper zerstreut sind und ihren embryonalen Charakter und große Entwicklungspotenz auch im ausgebildeten Körper beibehalten.« Als dritte Möglichkeit nimmt er für *Rhynchelmis* die Beteiligung beider eben genannter Zellarten am Aufbau der neuen Gonaden an.

Während JANDA 1912 noch vermutete, daß die Gonaden im Regenerat von *Criodrilus* dadurch entstanden, daß sich somatische Zellen unter gewissen Umständen in Geschlechtszellen umwandeln können, gelangte er später auf Grund experimenteller Befunde zu der Ansicht, »daß der Körper von *Criodrilus*, was gewisse metaplastische Fähigkeiten seiner Peritonealzellen anbelangt, nicht nur nach der Längsachse, sondern auch in der dorsoventralen Richtung differenziert sei«. 1926 endlich näherte er sich immer mehr dem Gedanken einer Keimbahn der Oligochäten, indem er die Bildungszellen der neuen Gonaden als »latente Geschlechtszellen« bezeichnet und sie mit den »Genitalzellen« der Rumpfsegmente der Polychäten vergleicht, da beide Zellarten »wahre entwicklungsfähige Geschlechtszellen« seien. Diese latenten Geschlechtszellen sollen auch außerhalb der Geschlechtsregion in unversehrten Segmenten vorkommen und mit den ursprünglichen Gonaden in keinem Zusammenhang stehen. »Ob die latenten Geschlechtszellen durch bloße Umwandlung ursprünglich ‚somatischer‘ und differenzierter Zellen entstehen, oder sich schon von Anfang an als selbständige, wenn auch verborgene und undifferenzierte Geschlechtselemente präsentieren, die erst unter geeigneten Bedingungen aktiviert werden«, läßt JANDA allerdings noch dahingestellt.

Mit oben skizzierter Fragestellung ging ich an die Untersuchung des Regenerationsmaterials von *Diopatra* heran. Die Regenerationsversuche wurden am Fundort, einer Schlamminsel bei Belawan (Sumatra) ausgeführt. Dabei wurden die Tiere samt den Röhren aus dem

Schlamm herausgenommen und durch Reizung dazu gebracht, sich in ihre auf beiden Seiten offenen Röhren so weit zurückzuziehen, daß ihr Hinterende ein Stück daraus hervorragte. Danach wurden ihnen etwa 10 Abdominalsegmente amputiert. Die Röhren wurden wieder samt den Tieren in den Schlamm verpflanzt, wobei es sich nicht vermeiden ließ, daß einige Individuen ihre Röhren verließen und infolgedessen zugrunde gingen. Die regenerierten Tiere wurden nach 8 bzw. 14 Tagen in Susa fixiert.

Bei der bereits früher betonten, überaus großen Regenerationsfähigkeit dieses Polychäten in tropischen Gegenden war nach 8 Tagen bereits ein weit differenziertes Regenerat entstanden (Abb. 31). Etwa 25 Segmente waren äußerlich deutlich abgrenzbar geworden, bei einigen waren Parapodien bereits ausgebildet. Im übrigen enthielt der Re-



Abb. 31. Regenerationsstadium der Abdominalsegmente von *Diopatra cuprea*, 8 Tage alt
3 Segmente des alten Tieres und etwa 25 ausdifferenzierte des Regenerates.

generationskegel noch eine Reihe nicht ausdifferenzierter Segmente. Dieses Regenerat wurde mit den 3 angrenzenden alten Segmenten in Längsschnitte zerlegt und bot das in Abb. 32 dargestellte Bild. Die Segmente waren durch Dissepimente sämtlich voneinander getrennt, der Darm war weitgehend differenziert, die Muskulatur war in Bildung begriffen. Keimdrüsen waren im Regenerat noch nirgends angelegt. In den angrenzenden alten Segmenten liegen völlig normale, weit ausgebildete Eizellen, die fast durchweg keine Nährzellen mehr besitzen. Besonderheiten zeigen die sekundären Ovarien in den angrenzenden alten Segmenten. Während sie in normalen Tieren, wie wir gesehen haben, fast lückenlos von Keimzellen aller Stadien erfüllt sind, fallen bei regenerierenden Tieren die zahlreichen keimzellfreien Bezirke auf, die wie Lacunen erscheinen (Abb. 33, *L*). Wohl sind auch hier noch Oogonien (*Og*) und Oocyten (*Oc*) aller Altersstadien vorhanden, ein Zeichen dafür, daß die Keimzellbildung normal weitergegangen ist. Aber die Lacunen deuten doch darauf hin, daß eine Verminderung des Keimzellbestandes

stattgefunden hat. Das kann dadurch entstanden sein, daß die Oogonien eine Zeitlang mit der Teilung sistiert haben, wahrscheinlicher

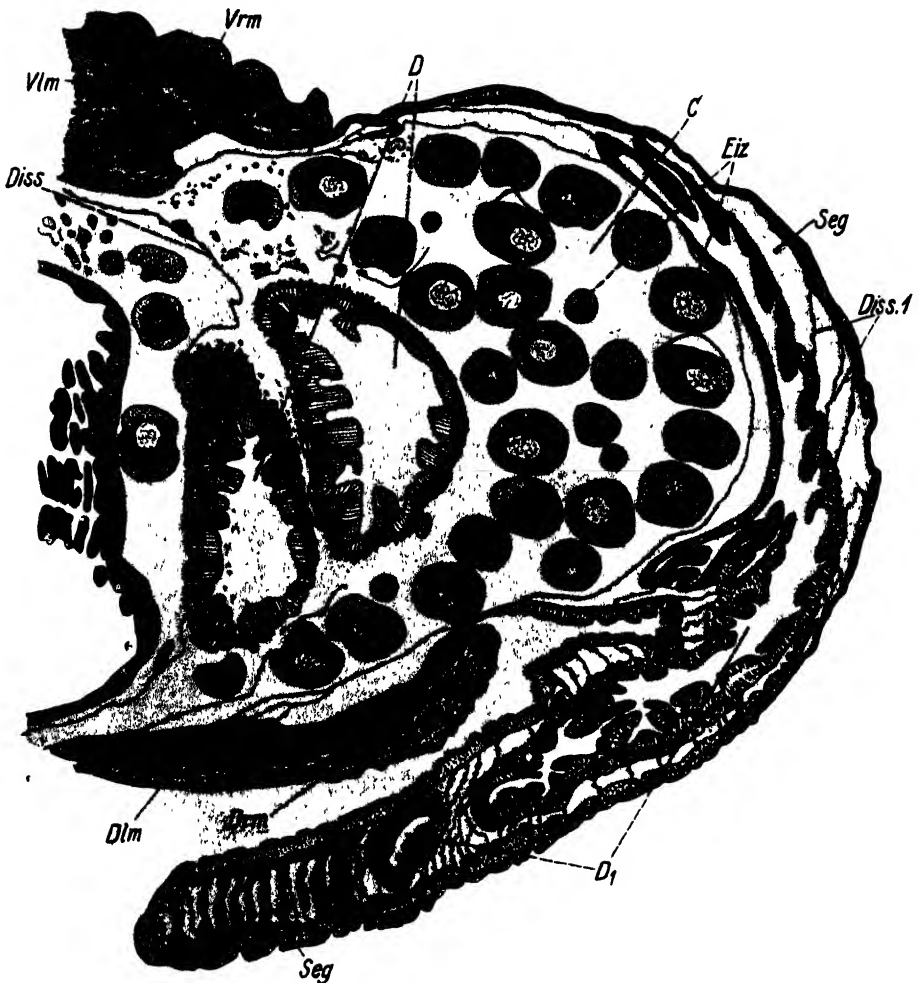


Abb. 32. Längsschnitt durch ein achttägiges Regenerat und angrenzende alte Segmente von *Diopatra cuprea*. O Cölon, D Darm des alten Tieres, D₁ Darm des Regenerates, Diss Dissepiment des alten Tieres, Diss₁ Dissepiment des Regenerates, Dlm dorsale Längsmuskulatur, Drm dorsale Ringmuskulatur, Eiz Eizelle, Seg Segment, Vlm ventrale Längsmuskulatur, Vrm ventrale Ringmuskulatur. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin, LEITZ, Peripl.-Ocular 15, Obj. 1*. Vergr. 400×. Verkleinert auf 2/3.

aber ist es, daß eine Auswanderung von Keimzellen nach dem Regenerat hin erfolgt ist. Diese letztere Annahme wird auch durch Angaben aus der Literatur gestützt.

So berichtet IWANOFF (1907), daß bei regenerierenden Tieren von Spioniden, denen ein Stück des Hinterendes entfernt wurde, die Ur-

geschlechtszellen aus den Genitaldrüsen von zwei bis drei dem Regenerat am nächsten liegenden Rumpffsegmenten nach demselben hinwanderten. Dabei war die Auswanderung zuweilen so stark, daß Hohlräume in der alten Genitaldrüse entstanden, ja, daß nur noch einzelne Urgeschlechtszellen an der Wand hafteten.

Auch NUSBAUM (1908) stellte bei der regenerierenden *Nereis diversicolor* fest, daß die Geschlechtsdrüsen des Regenerates ausschließlich von Keimzellen gebildet wurden, die aus alten Gonaden ausgewandert waren.

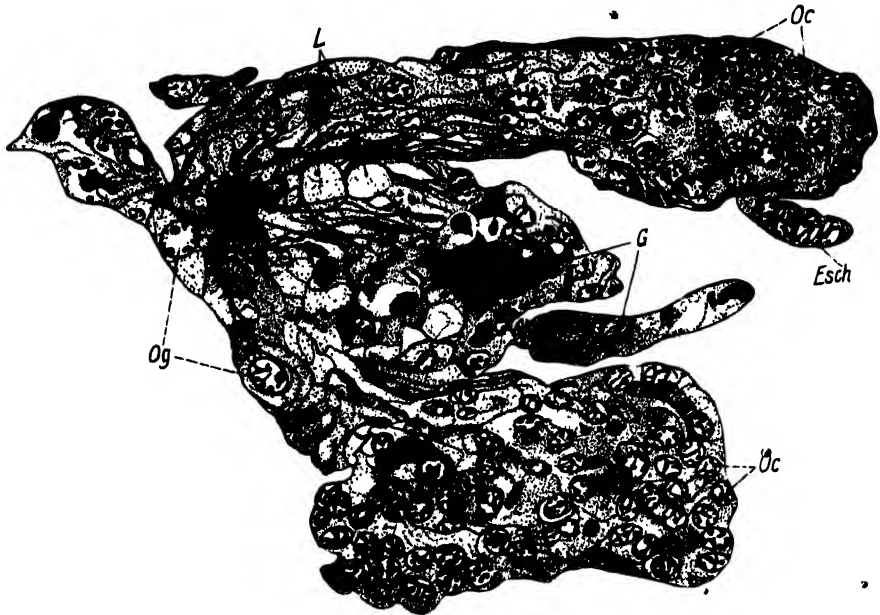


Abb. 33. Sekundäres Ovar aus dem vorletzten alten Segment vor dem Regenerat mit auffallend vielen keimzellefreien Bezirken, die wie Lacunen (*L*) erscheinen. *Esch* Eischnur, *G* Gefäß, *Oc* Oocyten, *Og* Oögonien. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ. Peripl.-Ocular 8, Obj. 7. Vergr. 500 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

Für die Annahme einer Auswanderung von Keimzellen aus den alten Gonaden nach dem Regenerat sprechen noch weitere Befunde bei *Diopatra*. Auch das primäre Ovar erschien nämlich stark gelichtet, und in einiger Entfernung von ihm fand ich im letzten alten Segment einige Urkeimzellen, die zweifellos auf der Wanderung in Richtung nach dem Regenerat begriffen waren. In den ältesten Segmenten des achttägigen Regenerats endlich sah ich weitere wandernde Keimzellen (Abb. 34, *w Kz*). Sie lagen einzeln, teilweise auch zu mehreren hintereinander, an der ventralen Seite des Regenerates, sehr dicht am Peritonealepithel, das die Längsmuskulatur gegen die sekundäre Leibeshöhle abgrenzt. Ihre Natur als Keimzellen ist nicht zu bezweifeln.

Sie besitzen einen großen, hellen Zellkern, in welchem das Chromatin peripher angeordnet ist. Ihr Plasma ist dunkel tingierbar. Solche wandernden Urkeimzellen fand ich bei dem 8tägigen Regenerat vom 3. bis etwa zum 17. neugebildeten Segment stets auf der Ventralseite auf dem Peritonealepithel. Wie es scheint, ziehen sie hier frei durch die sekundäre Leibeshöhle (Abb. 34), was NUSBAUM (1908) bei den wandernden Urkeimzellen der regenerierenden *Nereis diversicolor*

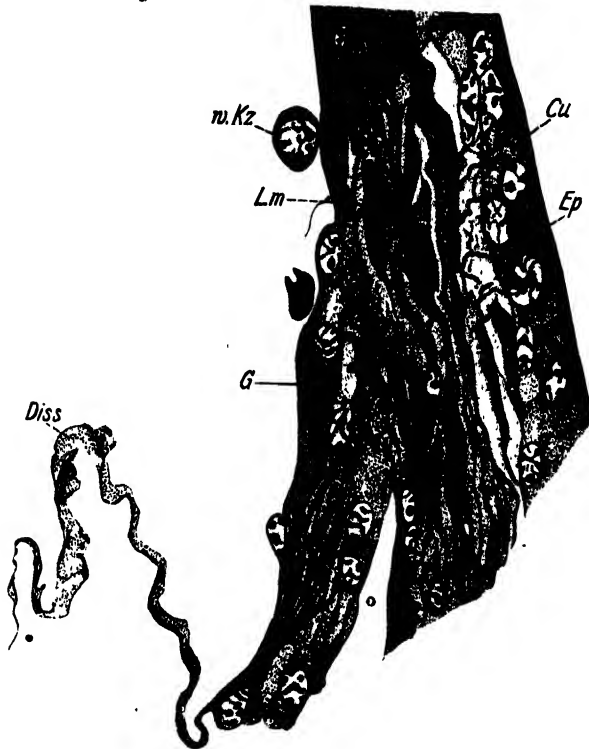


Abb. 34. Wandernde Keimzelle im achttägigen Regenerat. *Cu* Cuticula, *Diss* Dissepiment, *Ep* Epidermis, *G* Gefäß, *Lm* Längsmuskulatur, *w.Kz* wandernde Keimzelle. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Peripl.-Ocular 10, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 920 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

auch angibt. Dabei möchte ich aber gleich darauf hinweisen, daß ich im noch zu besprechenden 14tägigen Regenerat auch wandernde Keimzellen fand, die einwandfrei von Peritonealepithel umkleidet waren, also nicht frei durch die sekundäre Leibeshöhle zogen. Welche Art der Wanderung aber als die reguläre für *Diopatra* anzusehen ist, läßt sich aus meinen Befunden nicht einwandfrei beantworten.

Die Form der wandernden Keimzellen ist oval bis spindelförmig, dabei kann man aus ihrer Lage und Form mit Sicherheit schließen, daß ihnen eine aktive Beweglichkeit zukommt.

Leider ist es mir nicht geglückt, Urkeimzellen gerade beim Übertritt aus den alten Segmenten in das Regenerat zu finden. Es erscheint mir aber nicht zu kühn, eine Auswanderung von Keimzellen aus den alten Gonaden ins Regenerat anzunehmen, um dort neue Keimdrüsen zu bilden. Meiner Ansicht nach lassen die Befunde — keimzellefreie Bezirke in den alten Gonaden und wandernde Urkeimzellen in den alten sowie den regenerierenden Segmenten — keine andere Deutung zu.

Während, wie bereits gesagt, im 8tägigen Regenerat nur isolierte, wandernde Keimzellen anzutreffen sind und eine Gonadenanlage nirgends zu finden ist, zeigt das Regenerat von 14 Tagen schon einwandfreie Keimdrüsen. Es handelt sich in diesem Falle um ein ♀ mit kräftig entwickeltem Regenerat (Abb. 35). Etwa 40 Segmente waren äußerlich sehr deutlich ausdifferenziert, weitere waren noch im Regenerationskegel enthalten. Auf Längsschnitten war festzustellen, daß dieses Regenerat gegenüber dem 8tägigen auch innerlich einen großen Fortschritt in seiner Ausdifferenzierung gemacht hatte. Vor allem war es auffallend, daß der regenerierte Darm in seinen ältesten Teilen bereits mit Nahrungspartikeln erfüllt war. Die jüngeren, auch äußerlich noch nicht deutlich abgrenzbaren Segmente standen allerdings auch histologisch noch im Anfang ihrer Ausdifferenzierung.



Abb. 35. Regenerationsstadium von 14 Tagen. 8 Segmente des alten Tieres und etwa 40 ausdifferenzierte im Regenerat.

Auf den ersten Blick fiel es bei der Durchsicht der Längsschnitte auf, daß die 3 alten, ans Regenerat grenzenden Segmente in ihrer Leibeshöhle keinerlei Geschlechtsprodukte enthielten. Auch die sekundären Ovarien waren hier sehr schwer zu finden, da sie hochgradige Degenerationserscheinungen zeigten. Normale Keimzellen waren überhaupt nicht mehr darin, sondern sie waren alle mehr oder weniger in Auflösung begriffen. Das Plasma der Keimzellen war stellenweise zusammengeballt und sehr dunkel gefärbt, stellenweise zeigte es Vacuolen, die hell erschienen. Im Kern war das Chromatin verklumpt, die Kernmembran teilweise noch intakt, in anderen Fällen aber bereits völlig aufgelöst, so daß das Chromatin im Plasma verstreut war. Im Ovar, das noch deutlich von einer Peritonealmembran umkleidet war, gab es

viele zellfreie Bezirke, Lacunen, wie sie ähnlich auch im achttägigen Regenerat geschildert wurden. Einzelne sekundäre Ovarien in den an das Regenerat grenzenden alten Segmenten enthielten jedoch keine Spur von Keimzellen mehr; die Degeneration war so vollständig beendet, daß nur noch lacunäres Gewebe am Ventrobranchialgefäß die vorherige Anwesenheit eines Ovars verriet. An solchen restlos degenerierten Keimlagern in den alten Segmenten zeigten sich aber bereits wieder Anfänge einer Neubildung von Geschlechtsprodukten. Dem Ventro-

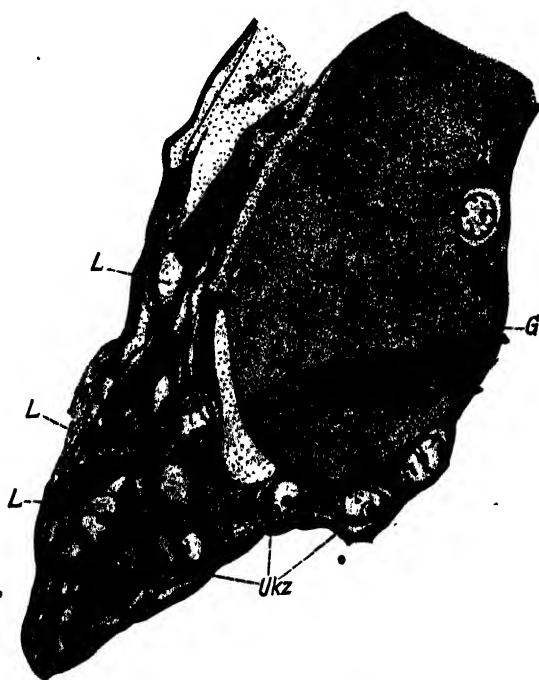


Abb. 36. Neubildung des völlig degenerierten sekundären Ovars in den alten Segmenten. G Gefäß, L Lacunen, Ukz Urkeimzellen. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LERTZ, Peripl.-Ocular 6, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 552 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

branchialgefäß eng angelagert fand ich nämlich in etwa kranzartiger Anordnung sechs Urkeimzellen, die je einen kleinen Abstand zwischen sich ließen (Abb. 36, Ukz).

Während die sekundären Ovarien in den alten, an das Regenerat grenzenden Segmenten solche völligen Degenerationerscheinungen zeigten, waren die primären Keimlager völlig typisch geblieben und unterschieden sich in ihrer Struktur in keiner Weise von denjenigen normaler Tiere. Selbst Teilungsstadien waren hier nicht häufiger zu beobachten als in unverletzten Tieren. Dagegen war eine sehr lebhaft ausgeprägte Auswanderung von Oogonien aus dem primären Ovar nach den sekun-

dären Keimlagern festzustellen. Es wurde bereits im normalen Geschehen konstatiert, daß eine ständige Abwanderung von Oogonien aus dem primären nach dem sekundären Keimbezirk stattfindet. Während es sich aber normalerweise um wenige gleichzeitig wandernde Oogonien handelt, ziehen sie in den alten, ans Regenerat grenzenden Segmenten in langen Zügen nach dem sekundären Ovar, sobald die Degeneration dort völlig beendet ist (Abb. 37, *Ukz*).

Wenn man nun das 14tägige Regenerat nach Keimlagern untersucht, so findet man sie sehr schnell in den am weitesten differenzierten Segmenten (vom 1. bis etwa 20. der Abb. 35) in typischer Ausprägung. Es ist dabei auffallend, daß sie alle auf gleicher Differenzierungshöhe stehen, nämlich auf dem Oogonienstadium. Es handelt sich dabei je-

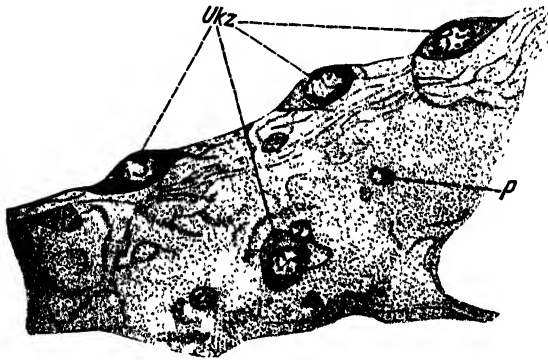


Abb. 37. Wandernde Urkeimzellen in den alten Segmenten auf dem Wege vom primären Ovar zum völlig degenerierten sekundären Keimlager. *P* Peritonealzellkern, *Ukz* Urkeimzellen. Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Peripl.-Ocular 6, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 552 \times . Verkleinert auf $\frac{2}{3}$.

doch nur um die sekundären Ovarien, die in der Nähe der bereits von endothelialen Wandungen umkleideten Ventrobranchialgefäße liegen und wenige (eine bis fünf) Urkeimzellen enthalten (Abb. 38, 39, *Og*). Diese sind eingebettet in ein Mesenchym, das zwischen dem Endothel des Gefäßes und dem peritonealepithelialen Belag des sekundären Keimbehälters liegt. Wie es besonders deutlich in Abb. 38 sichtbar ist, sind die jungen Urkeimzellen von Peritonealepithel mit dessen typischen Kernen umkleidet (*P*). Sucht man nun in den etwas jüngeren, aber bereits weit differenzierten regenerierten Segmenten sekundäre Ovarien, so kann man an den üblichen Stellen zwar Ansammlungen von Zellen in der Nähe der Gefäße finden, die ihrem ganzen Habitus nach wohl junge Oogonien sein können, aber deren Natur nicht ganz exakt als die von Keimzellen nachgewiesen werden kann. Es tritt also auch hier wieder die bereits bei der Keimbahnfrage aufgerollte Schwierigkeit

zutage, daß oft ein einwandfreies Kriterium zum Erkennen von Urkeimzellen fehlt. Wir haben die Möglichkeit, sie von einer gewissen Phase an morphologisch einwandfrei als Oogonien zu bezeichnen, aber über das Vorher läßt sich häufig streiten.

PENNERS und STÄBLEIN (1930) geben an, daß sich die typische Struktur der Urkeimzellkerne von Tubificiden erst langsam ausprägt und daß es sich nicht immer entscheiden läßt, ob man es mit den gewöhnlichen dotterfreien kleinen Mesodermzellen zu tun hat, die zum

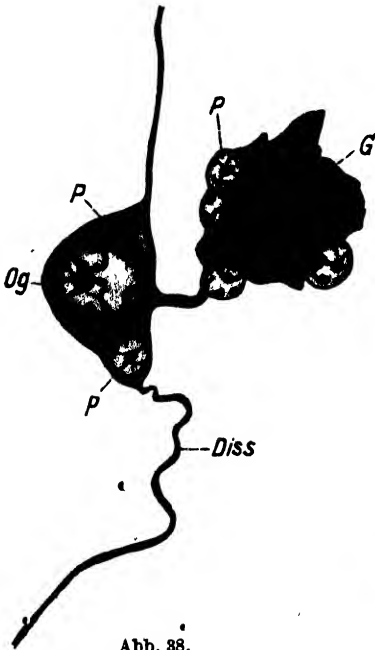


Abb. 38.

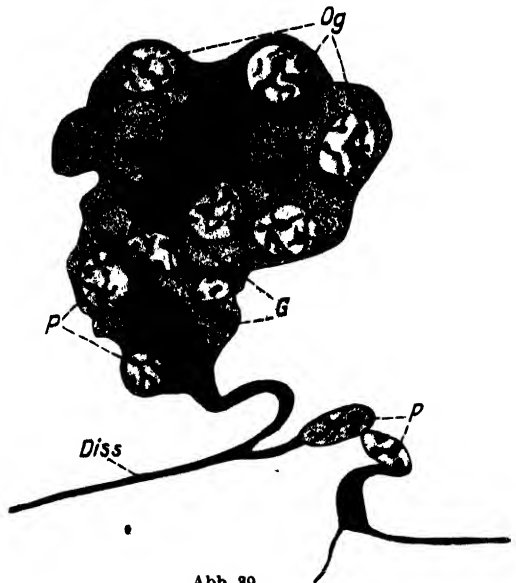


Abb. 39.

Abb. 38. Erste Anlage eines sekundären Ovars im vierzehntägigen Regenerat. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Og* Oogonie, *P* Peritonealzellkern. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin. LEITZ, Peripl.-Ocular 10, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 920 \times .

Abb. 39. Junges, sekundäres Ovar im vierzehntägigen Regenerat. *Diss* Dissepiment, *G* Gefäß, *Og* Oogonie, *P* Peritonealzellkern. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin. LEITZ, Peripl.-Ocular 10, Immersion $\frac{1}{12}$. Vergr. 920 \times .

Beginn der Mesodermstreifbildung, also zu allererst von den Urmesodermzellen gesproßt werden, oder mit den Urkeimzellen.

Als einziger, mir bekannter Autor behauptet MALAQUIN (1924), daß bei dem Polychäten *Salmacina dysteri* im embryonalen präanal Segment es wohl oft schwierig sei, zu erkennen, welche Zelle zur Nerven-, Muskel- oder Mesenchymzelle werde, daß aber die Gonocyten hier immer deutlich identifizierbar seien: »par leur emplacement défini, la structure et les dimensions de leur noyau, leur filiation continue avec les gonocytes extracelomiques.«

Um bei meinem Objekt auch jede Möglichkeit eines Irrtums auszuschalten, habe ich nur solche Zellen als Oogonien bezeichnet, die alle diese anerkannten Merkmale in ganz typischer Ausprägung enthielten. Ich kann aus diesem Grunde nichts über das primäre Ovar im Regenerat aussagen. Wohl lagen oberhalb des regenerierten Bauchmarks am Ventralgefäß einige Zellen, die einen großen, hellen Kern mit peripher angeordnetem Chromatin enthielten und mit Wahrscheinlichkeit als Oogonien anzusprechen sind. Mit Sicherheit aber konnte ich nicht entscheiden, ob hier die Anlage des primären Ovars im Regenerat vorlag.

Wenn man nun aus den eben geschilderten Befunden an Tieren mit 8- sowie 14tägigem Regenerat sich ein zusammenhängendes Bild von den Vorgängen bei der Gonadenregeneration von *Diopatra* macht, so sieht es wohl folgendermaßen aus: Die im normalen Tier begonnene Produktion von Eiern wird nicht sofort in den Segmenten vor der Wunde unterbrochen, sobald ein solcher Eingriff wie die Amputation einiger Segmente vorgenommen wird. Vielmehr geht die normale Ausbildung der in der Leibeshöhle frei umherschwebenden Eier eine Zeitlang noch ruhig weiter.

Eine entsprechende Angabe macht STOLTE (1929) selbst über den hochgradig spezialisierten Polychäten *Polyophthalmus pictus*, wo bei vorsichtiger Amputation eines Stückes am Hinterende die Reifung der Keimprodukte regulär beendet wird, worauf dann erst der physiologische Tod des Tieres eintritt.

8 Tage nach dem Eingriff war bei *Diopatra* eine Rückbildung der Geschlechtsprodukte nicht einmal in ihren ersten Anfängen zu beobachten. Die Vermehrungsteilungen im sekundären Ovar gehen bei vielen Oogonien noch ebenfalls eine Zeitlang normal weiter, die Oocyten ordnen sich zu typischen Schnüren an und Eizellen differenzieren sich heraus. Man bemerkt also bis 8 Tage nach dem Eingriff keinerlei schädigende Einflüsse auf die an das Regenerat grenzenden alten Segmente.

Wenn aber die Regeneration fortschreitet und zur weiteren Ausdifferenzierung viel Aufbausubstanz erforderlich wird, greift der Körper auf die an das Regenerat grenzenden Segmente zurück, indem er dort die vorhandenen Keimprodukte einschmilzt. Das beweist das völlige Fehlen von freien Geschlechtsprodukten in der Leibeshöhle und die vollkommene Verödung der sekundären Ovarien. Wenn das Tier aber den kritischen Punkt überwunden hat, geht es wieder an die Ausbildung der Gonaden heran; und zwar stehen dabei die Keimdrüsen in den ältesten regenerierten Segmenten und die sekundären Gonaden,

die nach der völligen Degeneration in den alten Segmenten wieder neu angelegt werden, auf gleicher Differenzierungshöhe, d. h. bei einem Tier mit einem 14tägigen Regenerat bestand es überall nur aus wenigen Oogonien. Ein ständig unverändertes Aussehen zeigt das primäre Ovar. Es gibt keine Unterschiede zwischen demjenigen im völlig normalen Tier und einem solchen von regenerierenden Formen. Es ist daher als Reservefond von Keimzellen anzusehen, aus dem heraus immer wieder die Erneuerung der Gonaden im normalen Geschehen, wie bei der Regeneration der Keimdrüsen, erfolgt. Das primäre Ovar im Regenerat wird, soweit meine Beobachtungen reichen, erst nach der Anlage der sekundären Ovarien gebildet, zeigt also den umgekehrten Prozeß des normalen Geschehens, wo das primäre Keimlager zuerst angelegt wird.

In Beantwortung der eingangs dieses Kapitels gestellten Frage läßt sich also für *Diopatra* folgendes sagen: nach Amputation der letzten (etwa 10) Abdominalsegmente findet eine Regeneration derselben samt ihren Gonaden statt. Mit größter Wahrscheinlichkeit wurde dabei eine Kontinuität der Keimzellen festgestellt, derart, daß Geschlechtszellen aus den dem Regenerat benachbarten alten Segmenten die Bildung der neuen Gonaden übernehmen.

G. Zusammenfassung.

1. Die Geschlechtsdrüsen der untersuchten *Diopatra*-Arten lassen sich in primäre und sekundäre Ovarien einteilen. Ihre Differenzierungshöhe entspricht dem dritten von HARMÉ (1926) geschilderten Typ der Keimzellager.

2. Für die Annahme einer Keimbahn bei *Diopatra* scheinen Hinweise vorhanden, indem nur ein streng determinierter Bezirk am Ventralgefäß in der Lage ist, immer wieder neue Keimzellen abzugeben. Die Wanderung der Urkeimzellen aus dem primären in das sekundäre Ovar erfolgt einzeln, auf ziemlich festgelegten Wegen.

3. Die Entwicklung der Keimzellen führt im primären Ovar nur bis zum Oogonienstadium, auf welchem ihre Abwanderung stattfindet. Im sekundären Ovar läßt sich eine Vermehrungs- und eine Wachstumszone unterscheiden.

4. Die Bildung der Zellstränge erfolgt innerhalb des sekundären Ovars. Die Lage des Eies in der Schnur ist central. Die Determination der Eizelle läßt sich mit Ernährungsfaktoren allein nicht erklären.

5. Die dem Ei anhaftenden Zellstränge haben bei den untersuchten *Diopatra*-Arten eine ausgesprochene Nährfunktion. Sie werden zu allen

Entwicklungsstadien des Eies von demselben total aufgenommen und fallen einer völligen Resorption anheim. Die Aufnahme der Nährzellen in das Ei erfolgt nacheinander.

6. Der Eiweißdotter entsteht konzentrisch um den Kern und breitet sich von hier im Eiplasma aus. Der Fettdotter wird an der Eiperipherie und in der Nähe des oberen Pols gebildet. In den Rieseneiern von *Diopatra nova species* treten im Plasma verteilte Dotterkerne auf.

7. Plastosomen finden sich bei beginnendem Wachstum regellos verstreut im Plasma der Oocyten in Form von langen, mehr oder weniger dicken Fäden, um bei beendeter Dotterbildung verschwunden zu sein. Über ihren Ursprung können bei *Diopatra amboinensis* keine sicheren Angaben gemacht werden.

8. Von den zunächst in Zweizahl vorhandenen Nucleolen lösen sich Teile ab, die sich der Kernmembran eng anlagern. Ein Übertritt derselben ins Plasma ist wahrscheinlich, aber nicht erwiesen.

9. Die Eihülle ist eine echte, vom Ei ausgebildete, *Zona radiata*.

10. Die Micropylen werden in der Regel in Einzahl, auf der Grenze zwischen grobscholligem und feinkörnigem Dotter vom Ei selber gebildet.

11. Das ausgebildete Ei ist zum Typ der telolecithalen Eier zu rechnen, da der Dotter an einem Pol in besonders großer Menge lokalisiert ist, während der gegenüberliegende Pol an einer Stelle, dem »polarlobe«, völlig dotterfrei ist.

12. Die Ausleitung der Eier erfolgt durch die Nephridien.

13. Normalerweise läuft die Furchung der Eier von *Diopatra* außerhalb des Muttertieres ab. Furchungen innerhalb der Leibeshöhle, wie sie in einem Fall beobachtet wurden, müssen als abnorm und wohl zur Degeneration führend aufgefaßt werden.

14. Nach Amputation von etwa 10 Abdominalsegmenten erfolgt eine sehr rasche Regeneration. Trotz des Eingriffs findet zunächst keine Störung im Ablauf der Keimzellbildung in den an die Wunde grenzenden Segmenten statt. Später werden hier alle freien Keimprodukte resorbiert, die sekundären Ovarien veröden völlig. Das primäre Ovar bleibt allein intakt und stellt den Reservefond von Keimzellen dar, aus dem eine Neubildung der degenerierten Gonaden in den alten Segmenten sowie der Keimdrüsen im Regenerat stattfindet.

Literaturverzeichnis.

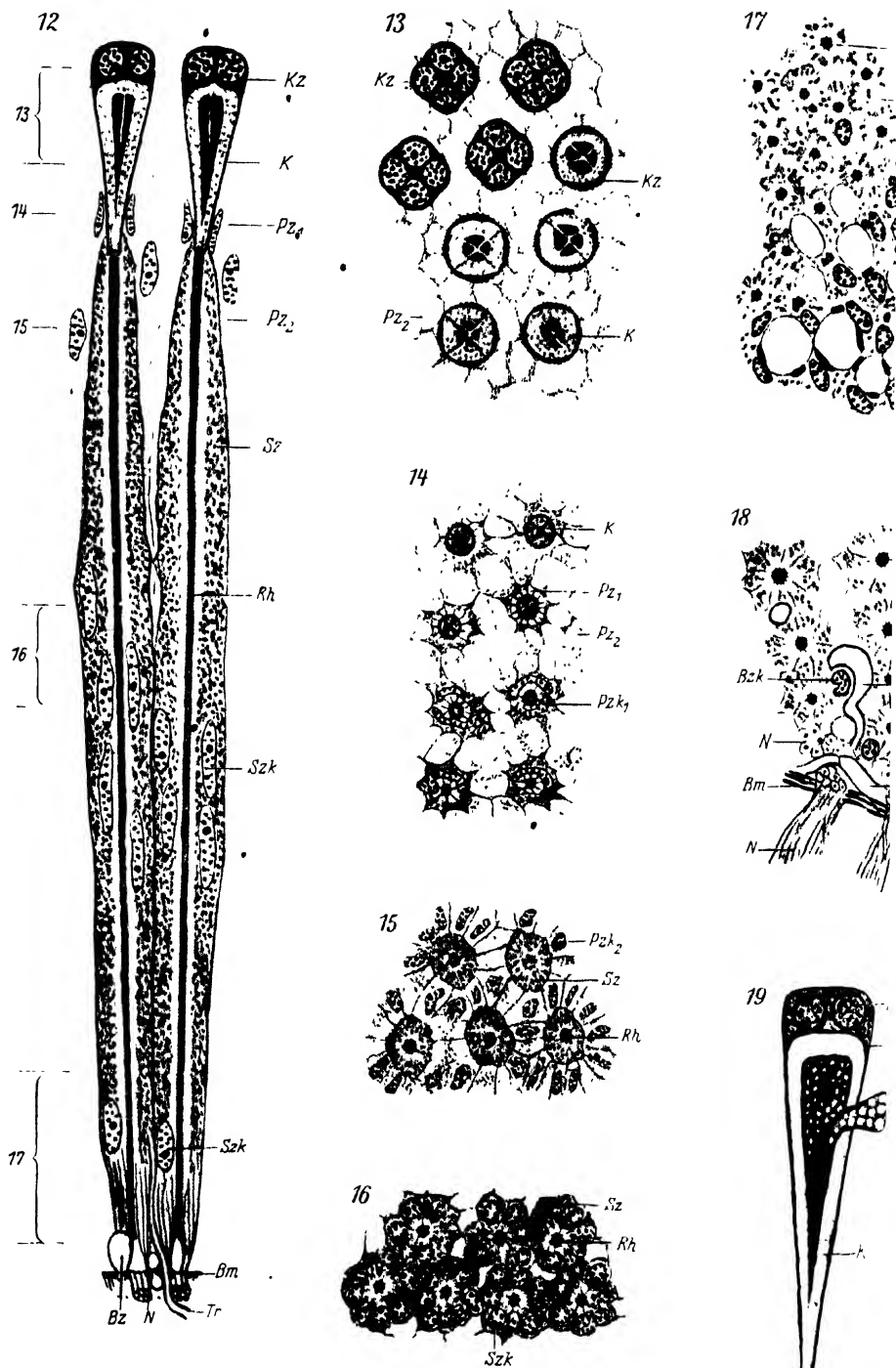
- ANDREWS, E. A., 1891: Reproductive Organs of *Diopatra*. Journ. Morph. Vol. 5.
- BEÄRD, J., 1898: The sexual conditions of *Myzostoma glabrum*. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 13.
- BECHER, H., 1928: Beitrag zur feineren Struktur der Zona radiata des Knochenfischeies und über ein durch die Struktur der Eihülle bedingtes optisches Phänomen. Z. mikr. anat. Forsch. Bd. 13.
- BELÄR, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. d. Vererbungswissensch. Lieferung 5.
- BERGMANN, W., 1903: Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.
- BHANDARI, K. G. and NATH, V., 1929: Studies in the origin of yolk. V. Oogenesis of the red botton Bug, *Dysdercus cingulatus*. Zeitschr. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 10.
- BRAEM, F., 1893: Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.
- BUCHNER, P., 1910: Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschr. f. R. HERTWIG. Bd. 1.
- CHUN, C., 1888: Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen. Bibl. zool. Heft 1.
- DEHORNE, A., 1923: Le groupement ovocytaire et la structure de son cytophore chez *Chaetogaster diaphanus*. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 88.
- DONS, C., 1909: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Eies von *Tomopteris lalgalandica*, GREEF. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- EGGERT, B., 1929: Entwicklung und Bau der Eier von *Salarias flavo-umbrinus* RUFF. Zool. Anz. Bd. 83.
- EISIG, H., 1887: Capitelliden. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Bd. 6.
- EPLENSTEIN, F., 1914: Über Onuphiden der Nordsee. Wiss. Meeresuntersuchungen. N. F. Bd. 16. Abt. Kiel.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1924/1925: L'oeuf de *Sabellaria alveolata* L. Arch. d'anat. micr. Paris. Vol. 20, 21.
- GIESBRECHT, W., 1882: Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. 3.
- GOLDSCHMIDT, R., 1905: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. 21.
- HARMS, J. W., 1921: Morphologische und kausal-analytische Untersuchungen über das Internephridialorgan von *Physcosoma lanzarotae* nov. spec. Arch. f. Entwicklungsgesch. d. Organismen. Bd. 47.
- 1921: Untersuchungen über das BIDDERSche Organ der männlichen und weiblichen Kröten. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 62.
- 1926: Körper und Keimzellen. Berlin, Springer.
- 1929: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.
- HEBERER, G., 1930: Die Structur der Oocyten von *Eucalanus elongatus* DANA mit Bemerkungen über den Bau des weiblichen Genitalapparates. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 136.

- HIBBARD, H., 1928: Cytoplasmic constituents in the developing egg of *DiscoGLOSSUS pictus* OTTH. Journ. Morph. Vol. 45.
- HIRSCHLER, J., 1917: Über die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen bei Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 89.
- IWANOFF, P., 1907: Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85.
- 1928: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 10.
- JANDA, P., 1912: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* HOFFM. I. Arch. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 33.
- 1912: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* HOFFM. II. Arch. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 34.
- 1917/1918: Neue Untersuchungen über die Regeneration der Geschlechtsorgane bei den Oligochäten. Anat. Anz. Bd. 50.
- 1924: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Rhynchelmis limosella* HOFFM. Zool. Anz. Bd. 59.
- 1926: Die Veränderung des Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparates von *Criodrilus lacuum* HOFFM. unter künstlichen Bedingungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 46.
- 1926: Dasselbe. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 107.
- JÖRGENSEN, M., 1913: Zellenstudien. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.
- KLEINENBERG, N., 1886: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.
- KOCH, A., 1928: Studien über den Dotterkern der Spinnen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 8.
- KORSCHOLT, E., 1893: Über *Ophryotrocha puerilis* usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.
- und HEIDER, K., 1902: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Bd. 1. Jena.
- LUBOSCH, W., 1902: Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Hefte, 2. Abt. Bd. 11.
- 1914: Über Eireifung der Metazoen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 21.
- MALAQUIN, A., 1924: Les glandes génitales et les cellules sexuelles primordiales chez l'Annélide *Salmacina Dysteri* (HUXLEY). La genèse des ébauches génitales par des gonocytes extracoelomiques. C. R. Ac. Sc. Paris. Bd. 179.
- 1924: Les glandes génitales et les cellules sexuelles primordiales chez l'Annélide *Salmacina Dysteri* (HUXLEY). La filiation des cellules sexuelles (gonocytes); leur origine dans le bourgeon caudal. C. R. Ac. Sc. Paris. Bd. 179.
- 1925: La ségrégation, au cours de l'ontogenèse, de deux cellules sexuelles primordiales, souches de la lignée germinale, chez *Salmacina Dysteri* (HUXLEY). Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. Bd. 180.

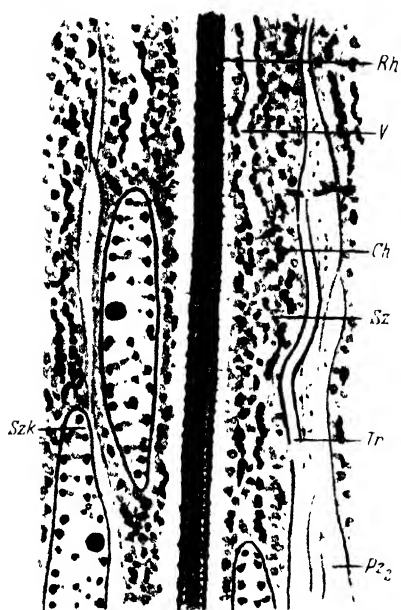
- MASER, O., 1912: Zur Eibildung der Enteropneusten. Zool. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 2.
- MEAD, A. D., 1897: The early development of marine annelids. Journ. Morph. Bd. 13.
- 1898: The origin and behaviour of the centrosomes in the annelid egg. Journ. of Morph. Bd. 14.
- MEVES, FR., 1904: Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 22.
- 1914: Was sind Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85.
- MEYER, A., 1929: Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei *Tubifex rivulorum* LAM. nebst Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.
- 1930: Vergleichende Untersuchung der Segmentalorgane von Tomopteriden des Mittelmeeres. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 136.
- ED., 1886/1887: Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. 7.
- 1888: Dasselbe. Bd. 8.
- 1900/1901: Dasselbe. Bd. 14.
- NUSBAUM, J., 1908: Weitere Regenerationsstudien an Polychäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.
- PAULCKE, W., 1900: Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovar der Bienenkönigin. Zool. Jahr., Abt. Anat. Bd. 14.
- PENNERS, A., 1929: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. 1. Furchung, Keimstreif, Vorderdarm und Urkeimzellen von *Pelosclex benedeni* UDEKEM. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 134.
- und STÄBLEIN, A., 1930: Über die Urkeimzellen bei Tubificiden (*Tubifex rivulorum* LAM. und *Limnodrilus udekemianus* CLAPARÈDE). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 137.
- PFLUGFELDER, O., 1929: Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychäter Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.
- POTTS, F. A., 1913: Methods of reproduction in the Syllids. Ergebn. u. Fortschr. f. Zool. Bd. 3.
- SCHAXEL, J., 1913: Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 34, 35.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1895: Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom weißen Meer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.
- SCHNEIDER, J., 1914: Zur Entwicklung der *Pionosyllis pulligera* LANGERHANS. Zool. Anz. Bd. 44.
- SCHWARTZ, M., 1905: Beiträge zu einer Naturgeschichte der Tomopteriden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 40.
- SÖDERSTRÖM, A., 1926: Ist die landläufige Auffassung über den Bau der Zelle richtig? Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 43.
- SPEK, J., 1930: Zustandsänderungen der Plasmacolloide bei Befruchtung und Entwicklung des Nereiseies. Protoplasma. Bd. 9.
- SPENGEL, J. W., 1879: Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 1.

- STEVENS, N., 1905: Further studies on the oogenesis of *Sagitta*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.
- STOLTE, HANS-ADAM, 1929: Regeneration und Wachstum von *Polyophthalmus pictus* DUJ. in Beziehung zum Problem der Zellkonstanz. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 117.
- VEJDOWSKY, F., 1878: Über die Eibildung und die Männchen von *Bonellia viridis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30.
- 1878: Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31.
- 1880: Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternopsis*. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse. Bd. 42, 43.
- WEYER, F., 1928: Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopteren-arbeiterinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 131.
- WHEELER, W. M., 1897: The sexual phases of *Myzostoma*. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 12.
- WILSON, E. B., 1925: The cell in development and heredity. 3. Aufl. New-York.
- v. WISTINGHAUSEN, C., 1891: Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis dumerilii*. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

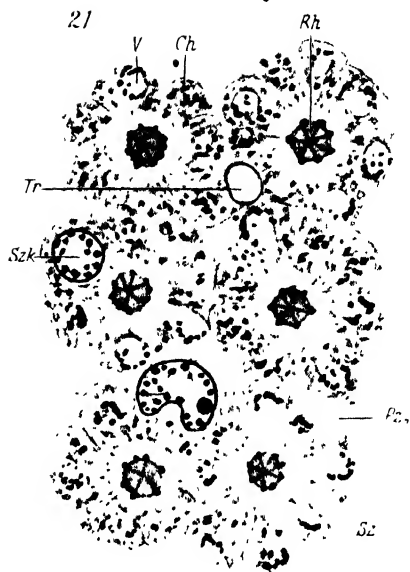
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



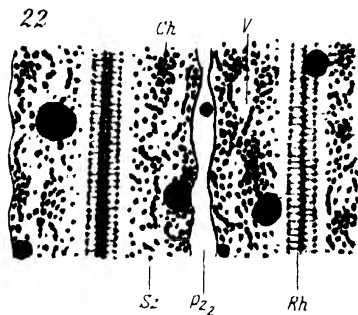
20



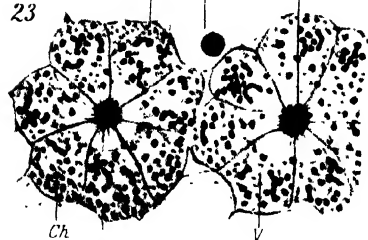
21



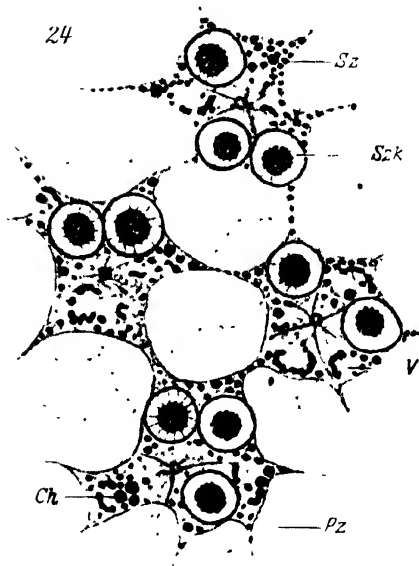
22

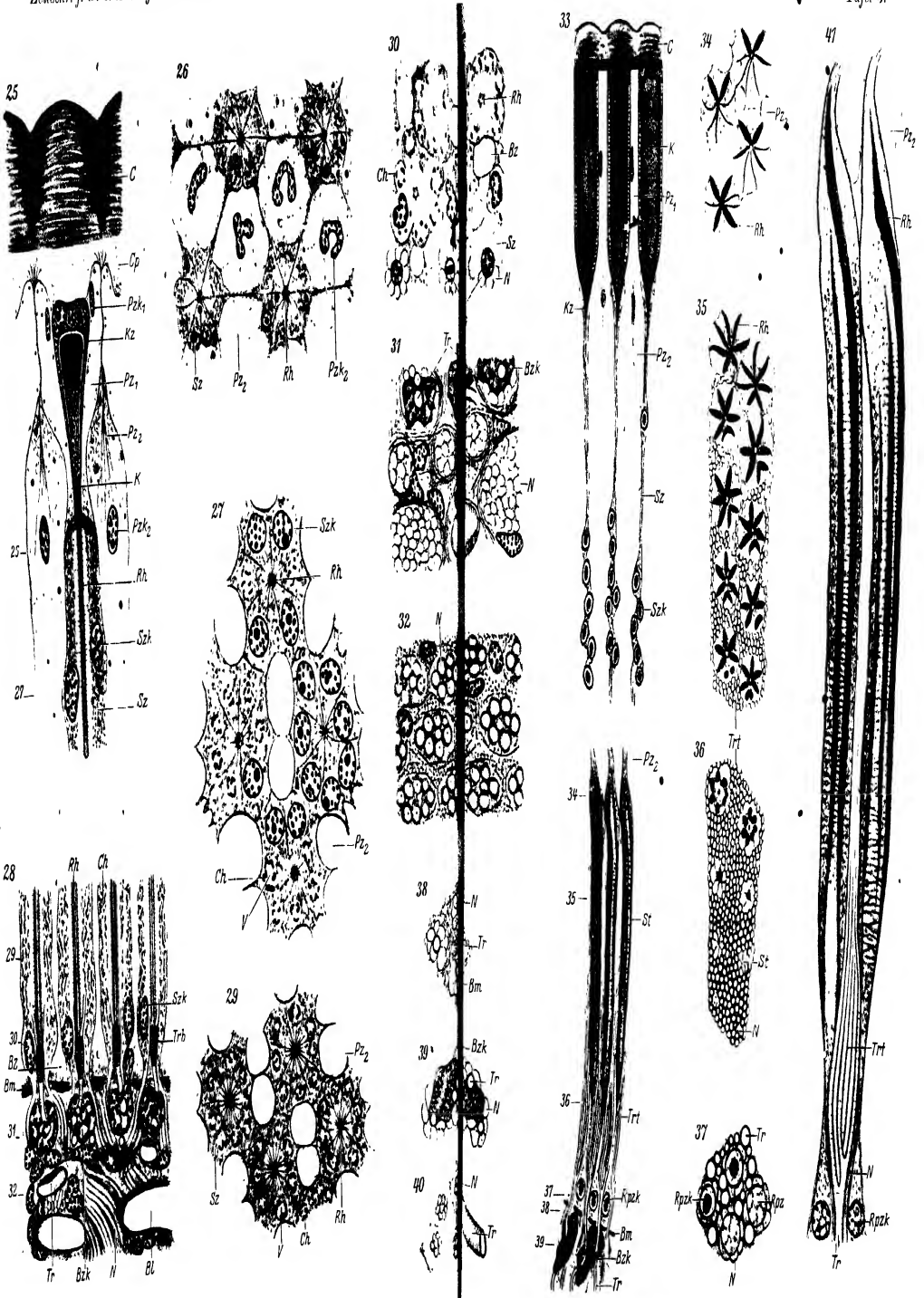


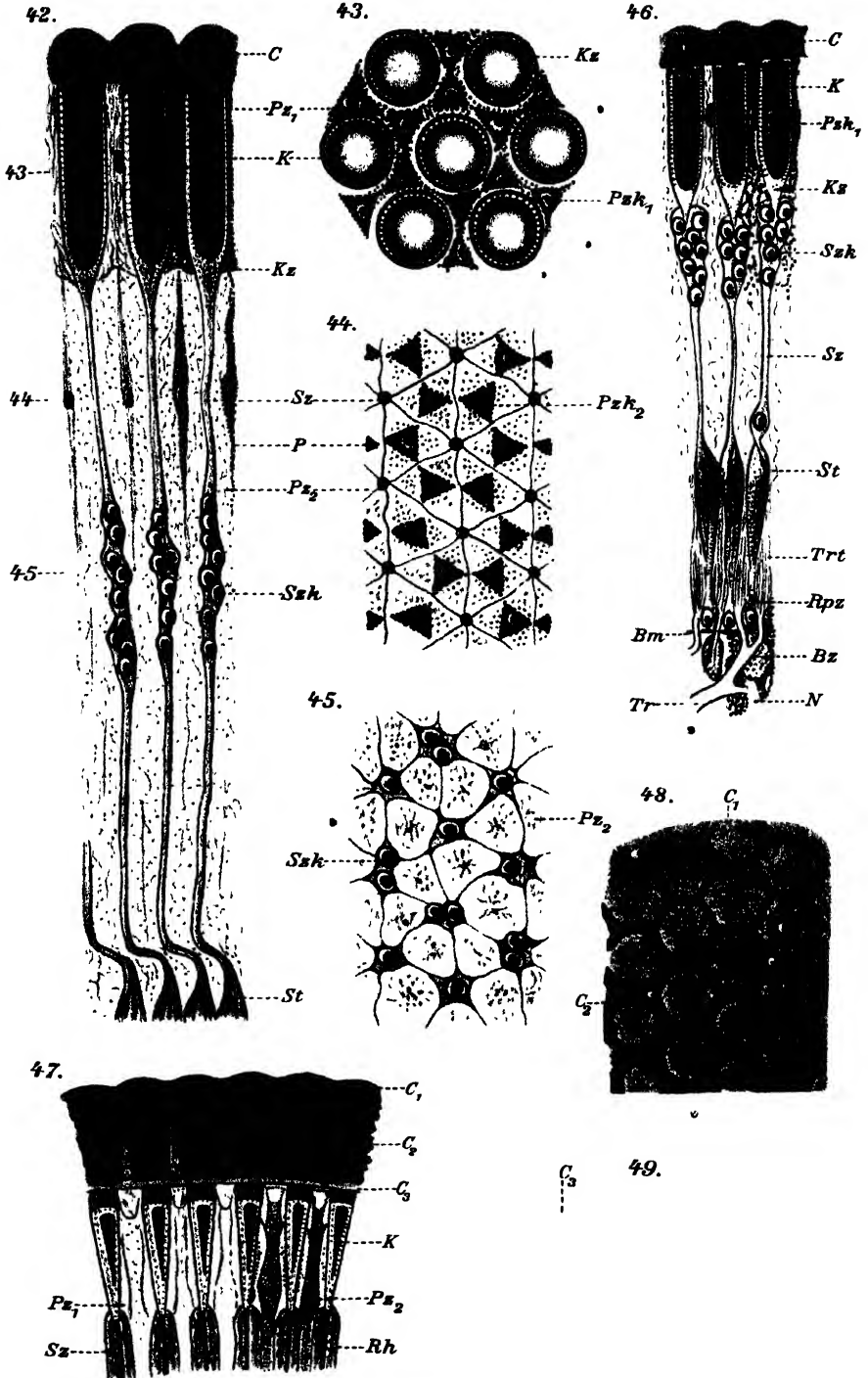
23



24







IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH
INSTITUTE LIBRARY
NEW DELHI.

[illegible]